

BERICHTE
aus dem
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE
an der
CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT · KIEL

Nr. 229

**Zooplankton-Grazing an Phaeocystis
mit besonderer Berücksichtigung der
Calanoiden Copepoden**

von

Frank Christoph Hansen

DOI 10.3289/IFM_BER_229

Diese Arbeit wurde von der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität Kiel
als Dissertation angenommen

INHALTSVERZEICHNIS

Danksagung	I
Abstract	II
1 EINLEITUNG	1
2 GRAZING DURCH ZOOPLANKTON AUS DER HELGOLÄNDER BUCHT AN PHAEOCYSTIS-KULTUREN	8
2.1 <u>Material und Methoden</u>	8
2.1.1 Vorbemerkungen	8
2.1.2 Beschreibung des Untersuchungsgebietes	8
2.1.3 Probennahme und Kultivierung	9
2.1.4 Durchführung der Experimente von 1988	10
2.1.5 Durchführung der Experimente von 1989	13
2.1.6 Aufarbeitung der Daten	14
2.1.7 Statistische Behandlung der Daten	16
2.2 <u>Ergebnisse</u>	17
2.2.1 Übersicht und Vorkommen der untersuchten Zooplankter	17
2.2.2 Mortalität	19
2.2.3 <i>Phaeocystis</i> -Grazing durch Meroplankton	21
2.2.3.1 Polychaetenlarven	21
2.2.3.2 Cirripedierlarven	23
2.2.3.3 Dekapodenlarven	26
2.2.4 <i>Phaeocystis</i> -Grazing durch Holoplankton	28
2.2.4.1 Copepoden	28
2.2.4.1.1 <i>Acartia clausi</i>	28
2.2.4.1.2 <i>Temora longicornis</i>	30
2.2.4.1.3 <i>Centropages hamatus</i>	44
2.2.4.1.4 <i>Pseudocalanus elongatus</i>	51
2.2.4.1.5 <i>Calanus helgolandicus</i>	53
2.2.4.2 Übriges Holoplankton	65
2.2.5 Zusammenfassung der Ergebnisse	67
2.3 <u>Diskussion</u>	70
2.3.1 Aussagekraft und Grenzen der verwendeten Methode ...	70
2.3.2 Vergleich der Ergebnisse mit der Literatur	75
2.3.3 Interpretation der Ergebnisse	81
3 WACHSTUM UND IN-SITU GRAZING VON COPEPODEN IM VERLAUF EINER PHAEOCYSTIS-FRÜHJAHRSDLÜTE IM MARS DIEP 1990	85
3.1 <u>Material und Methoden</u>	85
3.1.1 Vorbemerkungen	85
3.1.2 Beschreibung des Untersuchungsgebietes	85
3.1.3 Probennahme	86
3.1.4 Zählung und Vermessung der Copepoden	88

3.1.5	Bestimmung der Darmfluoreszenz	88
3.1.6	Aufarbeitung der Daten	89
3.2	<u>Ergebnisse</u>	90
3.2.1	Entwicklung der Copepoden	90
3.2.2	Wachstum von <i>Temora longicornis</i>	91
3.2.3	Darm-Pigmentgehalt von <i>Temora longicornis</i> im Vergleich zur Phytoplanktonentwicklung	92
3.2.4	Phytoplankton-Grazing durch <i>Temora longicornis</i> im Verlauf der <i>Phaeocystis</i> -Frühjahrsblüte 1990	95
3.3	<u>Diskussion</u>	98
3.3.1	Aussagekraft und Grenzen der verwendeten Methode ...	98
3.3.2	Vergleich und Interpretation der Ergebnisse	100
4	TROPHISCHE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN <i>PHAEOCYSTIS</i>, PROTOZOEN UND <i>TEMORA LONGICORNIS</i>	105
4.1	<u>Material und Methoden</u>	105
4.1.1	Vorbemerkung	105
4.1.2	Kultivierung	105
4.1.3	Durchführung der Experimente	107
4.2	<u>Ergebnisse</u>	110
5	ABSCHLUßDISKUSSION UND AUSBLICK	114
6	ZUSAMMENFASSUNG	116
7	LITERATUR	120
7.1	<u>Bestimmungsliteratur</u>	120
7.2	<u>Zitierte Literatur</u>	120

Danksagung

Meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. J. Lenz gilt mein herzlicher Dank für die Vergabe des Themas sowie die Förderung und Betreuung dieser Arbeit.

Dem NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE (NIOZ) und der BIOLOGISCHEN ANSTALT HELGOLAND (BAH) danke ich für die gastfreundliche Aufnahme und die Benutzung ihrer Einrichtungen.

Im besonderen danke ich Herrn Dr. E. Hagmeier (BAH) und Herrn Dr. W. Klein Breteler (NIOZ) herzlich für ihre Betreuung und ihre vielseitige Unterstützung.

Herrn M. Reckermann danke ich für die gute und freundschaftliche Zusammenarbeit.

Ein besonderer Dank gebührt Herrn Dr. R. Riegman für seine Diskussionsbeiträge, welche wesentlich zu meinem Verständnis ökologischer Zusammenhänge beigetragen haben.

Dr. M. Baars sei für seine hilfreichen Anregungen und Ratschläge gedankt.

Ich danke den Herren Dr. H. Fransz und Dr. G. Cadée für ihre Diskussionsbeiträge und die Überlassung unveröffentlichter Daten.

Besonders hilfreich waren für mich in der Anfangsphase dieser Arbeit geführte Gespräche mit Frau Dr. S. Diel und Frau Dr. S. Schnack-Schiel.

Frau N. Schogt sei für ihre Hilfe bei der Sortierung von Copepoden und Messungen mit dem Coulter-Counter gedankt.

Für Hilfeleistungen bei der taxonomischen Bestimmung von Zooplankton danke ich Frau B. Bruns sowie den Herren Dr. J. Harms, Dr. G. Duinefeld, H. Auf dem Venne und S. Gonzalez.

Für die Überlassung von Kulturen danke ich den Herren Dr. M. Elbrächter, Dr. E. Hagmeier, Dr. W. van Boekel, A. Whiteley und Frau N. Schogt. Den Mitarbeitern des Aquariums der BAH und der Besatzung des Forschungsbootes AADE sei für die Beschaffung von Zooplankton-Material gedankt. Ebenfalls danke ich der Abteilung GASTFORSCHUNG der BAH für alle gewährte Unterstützung.

Ebenfalls gilt mein Dank den folgenden Personen, welche durch Ratschläge, praktische Hilfe oder Diskussionsbeiträge zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben: Herrn Prof. Dr. R. Bak, Herrn G. Kraay, Herrn Dr. B. Kuipers, Frau I. Messerknecht, Herrn G. Nieuwland, Frau A. Noordeloos, Herrn S. Oosterhuis, Frau C. Püschel, Herrn Dr. G. Schneider, Herrn H. Witte, Herrn Dr. M. Veldhuis, Herrn W. Stolte, Herrn Dr. K. Timmermans und Herrn D. Thiele.

Ich danke den Leitern des EG-Projekts "Dynamics of *Phaeocystis* blooms in nutrient enriched coastal zones", Herrn Dr. H. Barth, Frau Dr. C. Lancelot und Herrn Dr. G. Billén, für ihre Unterstützung.

Mein Dank gilt auch der Kommission der Europäischen Gemeinschaft für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeit.

Abschließend möchte ich mich ebenfalls bei meiner Frau Angela und meinen Eltern bedanken, welche mir in dieser Zeit zur Seite gestanden haben.

Abstract

Mesozooplankton grazing on *Phaeocystis* was investigated by laboratory and field studies. The results led to an hypothesis on the role of microzooplankton, which has been tested.

Between 6 April 1988 and 12 October 1989, 10 meroplanktonic and 8 holoplanktonic species representing different taxonomic groups were tested for grazing on *Phaeocystis* cf. *globosa* by means of laboratory incubation experiments run at BIOLOGISCHE ANSTALT HELGOLAND. *Phaeocystis* was ingested by 5 meroplanktonic and 6 holoplanktonic species, for which their filtering and ingestion rates were determined. Among copepods, highest feeding rates were found in *Calanus helgolandicus* and *Temora longicornis*. Copepods fed on all size-classes of *Phaeocystis* offered (generally 4 μm -500 μm ESD), but they preferred the colonies. Female *C. helgolandicus* and female *T. longicornis* preferably fed on larger colonies (ESD>200 μm and ESD>100 μm respectively).

However, a field study, carried out in the MARSDIEP (Dutch Wadden Sea) between 30 March and 11 May 1990, showed phytoplankton grazing by the dominant copepod *Temora longicornis* to be negligible during the *Phaeocystis* bloom. *T. longicornis* gut fluorescence was inversely related to *Phaeocystis* dominance. The hypothesis has been put forward, that *T. longicornis* preferentially feeds on microzooplankton and by this may enhance rather than depress *Phaeocystis* blooms. Results from laboratory incubation experiments, including three trophic levels: *Phaeocystis* - *Strombidinopsis* sp. (ciliate)/ *Oxyrrhis marina* (dinoflagellate) - *T. longicornis*, support this hypothesis.

1 EINLEITUNG

Die bereits vor mehr als hundert Jahren beschriebene koloniebildende Alge *Phaeocystis* (als *Tetraspora poucheti*, Hariot in Pouchet 1892) hat in jüngerer Zeit zunehmend wissenschaftliches Interesse geweckt (Lancelot et al. 1987). Dies mag einerseits am Umfang ihres Auftretens, andererseits an ihren morphologischen und physiologischen Besonderheiten liegen. Die Gattung *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) ist weltweit verbreitet : Sie tritt in zeitweilig bestandsbildenden Massen in den nördlichen sowie südlichen polaren und subpolaren Gewässern (Kashkin 1963 El-Sayed et al. 1983) sowie in der borealen Nordsee auf (Scherff 1900, Savage 1930, Veldhuis et al. 1986), doch gibt es auch Berichte über ihr Vorkommen in Gewässern der Subtropen (Kashkin 1963 Hallegraeff 1983) und Tropen (Guillard und Hellebust 1971, Atkinson et al. 1978). Obwohl sich die Mehrzahl der Autoren auf die Art *Phaeocystis pouchetii* bezieht, bestehen Zweifel, ob es sich in allen Fällen um die gleiche Art handelt. Sournia (1988) verglich die bis dahin beschriebenen 9 verschiedenen Arten und befand nur 3 als hinreichend gut dokumentiert : *P. scrobiculata* Moestrup (1979), *P. pouchetii* (Hariot in Pouchet) Lagerheim (1896) und *P. globosa* Scherff (1899). Die erstgenannte Form, *P. cf. scrobiculata*, findet sich im temperierten und tropischen Nordatlantik (Estep et al. 1984) sowie vor Neuseeland (Moestrup 1979); *P. cf. pouchetii* hingegen ist eine bipolar verbreitete Kaltwasserform (Kashkin 1963). Ihr Vorkommen reicht bis in die Nordsee, welches sich dort mit der im südlichen und südwestlichen Teil vorherrschenden *P. cf. globosa* überschneidet (Rick & Aletse 1989). Beide Formen unterscheiden sich in ihrer Temperaturtoleranz, Kolonieform und Zellanordnung in den Kolonien (Jahnke & Baumann 1987) sowie auch biochemisch (Verity et al. 1988). Eine Zusammenfassung des aktuellen Kenntnisstandes und der noch bestehenden Wissenslücken bezüglich der Diversität von *Phaeocystis* geben Baumann et al. (in prep.) welche dafür plädieren, die in der Antarktis verbreitete Form als eigenständige Art anzusehen: *P. antarctica*.

Phaeocystis gehört zu den wenigen marinen Formen, die einen heteromorphen Lebenszyklus besitzen. Dieser ist noch nicht in

allen Details geklärt, doch die bisherigen Untersuchungen, überwiegend an *P. cf. globosa* durchgeführt (Kornmann 1955, Rousseau et al. in prep. und darin zitierte Arbeiten), lassen die folgende vereinfachte Darstellung zu. *Phaeocystis* tritt in Form einzelner Zellen auf, welche einerseits als begeißelte oder nicht-begeißelte Zellen frei im Wasser vorkommen und andererseits unbegeißelt im Verband in Kolonien auftreten. Die kolonialen, vegetativen Zellen sind 4.5-9 µm im Durchmesser, enthalten meist 2 Chloroplasten und sind in eine schleimartige Matrix aus Polysacchariden (Mucus) eingebettet. Die minimal ca. 10 µm großen Kolonien wachsen durch Zellteilung und Exkretion von Mucus-Material bis zu mehreren Millimetern im Durchmesser heran. Bei größeren Kolonien befinden sich die Zellen in deren Außenbereich, und der Mucus kann 90% des gesamten Kohlenstoffgehaltes der Kolonie betragen. Neben seiner morphologischen Funktion werden dem Mucus auch physiologische Funktionen zugeschrieben, so die Speicherung von Reservestoffen (Lancelot & Mathod 1985, Veldhuis & Admiraal 1985) und Phosphat (Veldhuis et al. 1991). Zudem ist *Phaeocystis* in der Lage, auch organische Phosphatquellen zu nutzen (Admiraal & Veldhuis 1987, van Boekel 1991). Die genannten Fähigkeiten können einen Wachstumsvorteil bei vorübergehend ungünstigen Bedingungen darstellen und für den Erfolg von *Phaeocystis* mitverantwortlich sein. Kolonien können sich durch Teilung bzw. Fragmentation vermehren, aber auch aus freien vegetativen Zellen oder sich umwandelnden sogenannten Mikrozoosporen *de novo* bilden. Die freien vegetativen Zellen entsprechen den kolonialen, können jedoch mit 2 langen Geißeln bestückt sein. Die Mikrozoosporen sind stets begeißelt und kleiner (3-5 µm) als die vegetativen Zellen. Beide freien Zelltypen entstammen den kolonialen Zellen; sie können sich auch als freie Zellen durch Teilung vermehren. Über die Bildung der Mikrozoosporen und ihre Rolle als sexuelle Zellen ist wenig bekannt. Noch weniger weiß man über mögliche andere Zelltypen, wie Makrozoosporen, plastidenfreie Flagellaten oder benthische Stadien.

Langzeituntersuchungen in der Deutschen Bucht zeigen, daß parallel zu Veränderungen in den Nährsalzgehalten im Gegensatz zu den Diatomeen die autotrophen Flagellaten zahlreicher geworden sind (Radach et al. 1990). Zu dieser Gruppe gehört auch

Phaeocystis, welche besonders in den Küstengewässern der Nordsee regelmäßig blüht und dort das Phytoplankton zeitweilig dominiert (z. B. Lancelot et al. 1986, Eberlein et al. 1985, Bätje & Michaelis 1986, Veldhuis et al. 1986). Die Zunahme von Biomasse und Blühdauer von *Phaeocystis* ist für das niederländische Wattenmeer durch eine zwei Jahrzehnte umfassende Meßreihe dokumentiert (z.B. Cadée 1986a, 1986b, 1990), und Joiris et al. (1982) fanden in der belgischen Küstenzone, daß *Phaeocystis* einen Anteil von 65% an der Jahresprimärproduktion stellen kann. Diskutiert wird ein möglicher Zusammenhang zwischen der Zunahme dieser Blüten und der in den letzten Jahrzehnten erfolgten starken Eutrophierung der Küstengewässer (z.B. Lancelot et al. 1987, Lancelot & Billén 1990, Brockmann et al. 1990, Cadée 1990, Reid et al. 1990), welche zu erhöhten Konzentrationen von Phosphat und Stickstoffverbindungen, nicht jedoch zu höheren Silikatkonzentrationen führte (van Bennekom et al. 1975, Radach et al. 1990). *Phaeocystis* benötigt im Gegensatz zu den Diatomeen kein Silikat zum Wachstum. Sie blüht daher in der Regel auch nach der Frühjahrsblüte der Diatomeen (Weiße et al. 1986, Bätje & Michaelis 1986, Cadée 1990) und ist dann oft bis in den Sommer hinein häufig vertreten. Neuere Untersuchungen durch Riegman et al. (1992) zeigen die mögliche Bedeutung von Veränderungen im Stickstoff/Phosphat- und Ammonium/Nitrat-Verhältnis für das Auftreten von *Phaeocystis*. Die zunehmende Dominanz dieser Alge im Marsdiep (niederländisches Wattenmeer) korreliert mit dem Übergang von einem Phosphat-limitierten zu einem Stickstoff-limitierten System mit Nitrat als vorherrschender Stickstoffquelle.

Im Zusammenhang mit den *Phaeocystis*-Blüten stehen eine Reihe von Folgeerscheinungen, über deren Ausmaß und Bedeutung noch unzureichend Kenntnis besteht. Gegen Ende dieser Blüten kommt es häufig zu Ansammlungen größerer Schaummengen an den Stränden (siehe Foto 1), wodurch sich deren Erholungswert mindern kann (Bätje & Michaelis 1986, Lancelot et al. 1987, Bradstock & MacKenzie 1981). Zudem können *Phaeocystis*-Blüten einen negativen Einfluß auf die Fischerei ausüben, indem die Kolonien die Netze verstopfen (Grossel 1985). Auch gibt es Berichte, daß der Hering auf seinen Wanderungen Gebiete hoher *Phaeocystis*-Konzentration

meidet (Hardy 1925, Savage 1930, 1932). Die Produktion von DMSP (Dimethylsulfoniopropionat) durch *Phaeocystis* führt zur Freisetzung von DMS (Dimethylsulfid), welches zur Bildung von Wolken und "saurem Regen" beiträgt (Barnard et al. 1984, Dacey & Wakeham 1986, Turner et al. 1988, Keller 1988) sowie antibakteriell wirkender Akrylsäure (Sieburth 1960, 1961, 1979, Guillard & Hellebust 1971, Gibson et al. 1990), über deren Auswirkungen auf das Pelagial und Benthos noch wenig bekannt ist.



Foto 1: Schaum am Strand von Texel im Juni 1991

Da Artenzusammensetzung und Größenverteilung der Primärproduzenten grundlegend für die trophischen Beziehungen im Pelagial sind, kann ein beträchtlicher Einfluß durch die *Phaeocystis*-Blüten auf die Systemstruktur der entsprechenden Küstengewässer angenommen werden. Im Falle von massiver Sedimentation, wie bisher in der Barentssee beobachtet (Wassmann et al. 1990), wären ebenfalls Auswirkungen auf das Benthos zu erwarten. Felduntersuchungen in der südlichen Nordsee (Jenness & Duineveld 1985) und Experimente mit benthischen Mesokosmen (Bak et al. 1991, Duine-

veld et al. 1991, van Duyl et al. 1992) zeigen direkte Auswirkungen von *Phaeocystis*-Blüten auf das Benthos. Absinken und Sedimentation von Phytoplankton sind Transportprozesse, durch die Kohlenstoff von der oberen, mit der Atmosphäre im Austausch stehenden Wasserschicht in tiefere Schichten bzw. auf den Boden gelangt (Berger et al. 1989). Es wird diskutiert, welche Bedeutung *Phaeocystis*-Blüten für den atmosphärischen CO₂-Haushalt haben (Smith et al. 1991).

Die Diskrepanz zwischen der anzunehmenden großen Bedeutung von *Phaeocystis* und der zugleich mangelhaften Kenntnis über diese Alge führte zur Gründung des europäischen Forschungsprojektes "Dynamics of *Phaeocystis* blooms in nutrient enriched coastal zones". In diesem seit 1988 von der Kommission der Europäischen Gemeinschaft geförderten Projekt untersuchen britische, französische, belgische, niederländische, deutsche und neuerdings auch dänische und norwegische Wissenschaftler verschiedener Fachbereiche Ursachen, Verlauf und Schicksal von *Phaeocystis*-Blüten in den Küstengewässern von Nordsee und Englischem Kanal. Das Ziel dieses Projekts ist, abgesehen von einer Erweiterung des Kenntnisstandes, die Erstellung eines vorhersagefähigen Ökosystemmodells. Dieses "MIRO" genannte Computermodell soll in der Lage sein, für die in Boxen aufgeteilten kontinentalen Küstengewässer vom Westausgang des Englischen Kanals bis hin zum Nordsylder Wattenmeer den Verlauf von *Phaeocystis*-Blüten vorherzusagen. Damit soll auch der Einfluß unterschiedlicher Nährsalzfrachten durch die Flüsse simuliert werden. Als eine Einführung in die Fragestellungen des Projekts mag die bereits zitierte Arbeit von Lancelot et al. (1987) dienen. Der aktuelle Kenntnisstand ist im "Water Pollution Research Report No. 23" der EG-Kommission zusammengefaßt. Ferner ist die Publikation von 10 Review-Artikeln zu verschiedenen Aspekten von *Phaeocystis* in einer Sonderausgabe der Zeitschrift "Journal of marine Systems" geplant. Wichtig für das Verständnis von Dynamik und Bedeutung der *Phaeocystis*-Blüten sind Kenntnisse über die Verlustprozesse: welche Anteile sedimentieren, werden in andere Gebiete transportiert, lysieren, werden von Bakterien abgebaut ("microbial loop", Azam et al. 1983) oder werden durch Zooplankter weggefressen und liefern so Energie an höhere trophische Niveaus

(traditionelles Nahrungsnetz, Steele 1974). Die Angaben in der Literatur zur Frage, inwieweit *Phaeocystis* vom Zooplankton als Nahrungsquelle genutzt werden kann, sind widersprüchlich.

Einerseits wird *Phaeocystis* als ungeeignete Futteralge angesehen (Dagg et al. 1982, Verity & Smayda 1989, Claustre et al. 1990), deren gelatinöse Kolonien nicht von filtrierenden Copepoden gefressen werden (Schnack 1983). Diese Ansicht wird unterstützt durch Berichte von verklebten Muschelkiemen und Mundwerkzeugen von Copepoden durch *Phaeocystis* (Kopp 1978, Pieters et al. 1980, Meixner 1981). Kleine Copepoden können Partikel bis etwa 50 µm Größe filtrieren (Poulet & Marsot 1980), wohingegen räuberisch lebende Copepoden 600 µm große Objekte fangen können (Anraku und Omori 1963). *Phaeocystis*-Kolonien erreichen größere Durchmesser, und Lancelot et al. (1991) beschrieben, daß die Kolonien während der untersuchten *Phaeocystis*-Blüten überwiegend in nicht-freßbaren Größenklassen auftraten. Die Größe der nicht-koloniegebundenen Zellen hingegen, insbesondere der Mikrozoosporen, liegt im unteren Bereich des von Copepoden effizient filtrierbaren Größenspektrums (Nival & Nival 1976, Bartram 1981). Martens (1980, 1981) beobachtete eine negative Korrelation zwischen *Phaeocystis* und Copepodenentwicklung (doch siehe auch Weiße et al. 1986), und Daro (1986) fand geringe Freßraten während einer *Phaeocystis*-Blüte vor der belgischen Küste.

Andererseits gibt es schon frühe Berichte, daß *Phaeocystis* von Zooplanktern gefressen werden kann, sowohl von Copepoden (Lebour 1922, Nicholls 1935, Jones & Haq 1963, Weiße 1983) als auch von Vertretern anderer Taxa (Lebour 1922, Sieburth 1960, Fretter & Montgomery 1968). Jüngere norwegische Laboruntersuchungen (Huntley et al. 1987, Tande & Båmstedt 1987, Hansen et al. 1990) und Feldstudien in der Barentssee (z.B. Eilertsen et al. 1989, Estep et al. 1990) quantifizierten den Wegfraß von *Phaeocystis* cf. *pouchetii* durch in diesen Gewässern häufige Copepodenarten. Die Studie von Estep et al. (1990) zeigte jedoch, daß dieser Wegfraß vom Entwicklungsstadium der *Phaeocystis*-Blüte abhängt. Die einzelnen Zellen von *Phaeocystis* werden auch von Protozoen gefressen (Admiraal & Venekamp 1986). Weiße & Scheffel-Möser (1991) wiesen auf die große potentielle Bedeutung von Ciliaten

und Dinoflagellaten in der frühen Entwicklungsphase einer *Phaeocystis*-Blüte hin.

Die vorliegende Arbeit untersucht die trophischen Beziehungen zwischen *Phaeocystis* und Zooplankton der Nordsee im Rahmen des obengenannten EG-Projekts. Dabei wurden besonders folgende Fragestellungen behandelt:

- Wird *Phaeocystis* vom Mesozooplankton gefressen ?
- Welche Arten sind die wichtigsten Grazer ?
- Welche Faktoren beeinflussen die Freßraten ?
- Wie groß ist der in-situ Freßdruck im Verlauf einer *Phaeocystis*-Blüte ?
- Welche Rolle kommt dabei dem Mikrozooplankton zu ?

Zur Beantwortung dieser Fragen wurden in den Jahren 1988 - 1992 Laborexperimente und Felduntersuchungen in der Helgoländer Bucht und dem niederländischen Wattenmeer durchgeführt.

Die vorliegende Arbeit ist in zwei Hauptkapitel aufgeteilt. Im ersten Teil sind die vorwiegend experimentellen Untersuchungen, die 1988 und 1989 an der BIOLOGISCHEN ANSTALT HELGOLAND durchgeführt wurden, beschrieben und diskutiert. Im zweiten Teil ist die während eines Gastaufenthaltes am NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE im Jahre 1990 gemachte Feldstudie dargestellt, gefolgt von abschließenden Experimenten und einer Gesamtdiskussion. Die Experimente von 1988 zielten auf das Herausfinden der wichtigen *Phaeocystis*-Grazer und der Ermittlung ihrer Freßraten unter möglichst natürlichen Bedingungen. Weitere Versuche mit diesen Grazern im Jahr 1989 sollten genauere Kenntnis über die Abhängigkeit der Freßraten vom Entwicklungsstadium und Geschlecht der Grazer, von Zusammensetzung und Qualität der Algen sowie von den Versuchsbedingungen liefern. In einer Feldstudie an der Frühjahrsblüte 1990 wurden die Laborergebnisse der beiden Vorjahre überprüft. Dieser Vergleich führte zu einer Hypothese, welche dem Mikrozooplankton zentrale Bedeutung zumißt. Diese Hypothese wurde 1992 im Labor mit Hilfe von im Jahre 1991 isolierten und kultivierten Ciliaten getestet.

2 GRAZING DURCH ZOOPLANKTON AUS DER HELGOLÄNDER BUCHT AN *PHAEOCYSTIS*-KULTUREN

2.1 Material und Methoden

2.1.1 Vorbemerkungen

In der Zeit vom 6. April bis zum 6. Oktober 1988 und vom 11. April bis zum 12. Oktober 1989 wurden an der Helgoländer Meeresstation der BIOLOGISCHEN ANSTALT HELGOLAND Laborexperimente zum Zooplankton-Grazing an *Phaeocystis* durchgeführt. Für die Durchführung solcher Experimente bietet die Meeresstation sehr gute Voraussetzungen, unter anderem wegen der guten Ausstattung hinsichtlich der Kultivierung von marinen Organismen und wegen des reichhaltigen Planktonvorkommens um Helgoland.

2.1.2 Beschreibung des Untersuchungsgebietes

Die Insel Helgoland ist aufgrund ihrer Formation und Lage einzigartig unter den deutschen Nordseeinseln. Sie besteht aus einem bis zu 58 m hohen Buntsandsteinfelsen auf einem 6 km langen und 4 km breiten Felssockel. Ein Teil dieses Sockels fällt regelmäßig trocken und bildet das Felswatt (nähere Beschreibung siehe Hagmeier 1930). Die Insel Helgoland liegt 33 Seemeilen westlich der schleswig-holsteinischen Festlandküste in der Deutschen Bucht. Durch diese Lage befindet sie sich nicht allein im Küstenwasser der Nord- und der Ostfriesischen Inseln, sondern je nach Wetter- bzw. Strömungslage auch im Einflußbereich von Wasser aus der zentralen Nordsee oder den Ästuaren von Elbe und Weser. Im Gebiet um Helgoland mischen sich diese Wasserkörper (Goedecke 1968), und dementsprechend ist dort das Planktonvorkommen sehr artenreich. Der Salzgehalt schwankt in der Regel zwischen 30 und 33 Promille. Nähere Angaben zur Hydrographie finden sich in den Jahresberichten der BIOLOGISCHEN ANSTALT HELGOLAND (1988, 1989).

Östlich der Hauptinsel befindet sich die HELGOLÄNDER DÜNE, die eine selbständige Insel bildet. Zwischen beiden Inseln liegt die

Probennahmestelle HELGOLAND REEDE. Das Wasser ist dort etwa 5 Meter tief und aufgrund der Gezeitenströmungen (maximaler gemittelter Flutstrom: 0.6 m/s) vollständig durchmischt.

2.1.3 Probennahme und Kultivierung

Die Freßexperimente wurden mit Zooplanktonorganismen aus Freilandproben und Kulturen von *Phaeocystis* cf. *pouchetii* durchgeführt. Zum Vergleich der Freßaktivität wurden auch Kulturen der Algen *Dunaliella* sp., *Isochrysis galbana*, *Nitzschia* spp., *Skeletonema costatum* und *Thalassionema minima* verwendet. Das Zooplankton wurde mit dem Forschungsboot AADE beschafft. Dazu wurden bei der Station HELGOLAND REEDE (54°11.3'N, 07°50.0'E) Schräghols mit Netzen von 280 µm und 75 µm Maschenweite gefahren. Direkt nach dem Fang wurde das Plankton im Labor mit Seewasser verdünnt und in einen auf Seewassertemperatur eingestellten Kühlraum gebracht. Sofort wurden nach vorsichtiger Durchmischung des Fanges Unterproben zur Zählung und Sortierung für die Freßexperimente genommen.

Die Algen wurden nicht-axenisch in FERNBACH-Kolben mit luftdurchlässigem Verschuß bei 15°C in modifiziertem Medium f/2 (Guillard & Ryther 1962) kultiviert. Alle Nährsalzkonzentrationen betrugen ein Viertel vom Medium f/2, und auf die Zugabe von Vitaminen sowie Silikat (außer bei Diatomeen) wurde verzichtet. Zur Herstellung des Mediums wurde Seewasser mit einem Salzgehalt von 31-33% aus dem Gebiet der HELGOLAND REEDE über Zelluloseacetat-Filter der Porenweite 0.22 µm steril filtriert und anschließend für 4 Stunden auf 85°C erhitzt. Die Kulturen wurden auf einem Schütteltisch mit 80 U/min. bewegt und mit ca. 200 µE m⁻²s⁻¹ aus Tageslicht-Leuchtstoffröhren 16 Stunden pro Tag beleuchtet. Um für die Experimente gut und kontinuierlich wachsende Algen zur Verfügung zu haben, wurden diese jeden dritten Tag verdünnt. Die Teilungsrate lag bei etwa einer Teilung pro Tag.

2.1.4 Durchführung der Experimente von 1988

Für die Freßexperimente wurden aus den Netzfängen zahlreiche vorkommende Zooplankter herausgesammelt. Dabei half eine Kaltlichtlampe das Zooplankton in einem beleuchteten Teil des Gefäßes zu konzentrieren, so daß es sich mit einem Schlauch leicht absaugen ließ. Aus dieser Mischplanktonprobe wurden dann die benötigten Tiere unter dem Binokular mit einer Pipette heraus-sortiert. Mit Ausnahme der Naupliusstadien entstammten die Copepoden den 280 µm-Netzfängen. Im Falle der kleinen calanoiden Copepoden (*Acartia*, *Temora*, *Centropages* und *Pseudocalanus*) wurde also mit älteren Copepoditstadien gearbeitet, welche gemäß dieser Maschenweite überwiegend zu den Entwicklungsstadien C 5 und C 6 gehörten. Oft war es nötig, diese mit Methylsulfonat (MS 222, Firma Sandoz) leicht zu betäuben. Dabei wurden Einwirkzeit (maximal 15 Minuten) sowie Konzentration (maximal 0.01%) so gering wie möglich gehalten und die Tiere anschließend durch fünf- bis sechsmaliges Überführen in filtrierte Seewasser gründlich gespült (Verdünnungsfaktor minimal 10 000). Schließlich wurden die Zooplankter in 500-2000 ml fassende Bechergläser mit GF/F-filtrierte Seewasser überführt und im temperatur-konstanten Versuchsraum bei geringer Belüftung 24 Stunden an die Versuchsbedingungen adaptiert (Temperatur, Licht, Glasgefäß) und hungern gelassen. Mit der hier beschriebenen Methode gelang es, Tiere einer Art herauszusortieren, nicht jedoch, eine Trennung nach Entwicklungsstadium oder Geschlecht vorzunehmen.

Zu Versuchsbeginn wurden die Zooplankter in mit verdünnter Algenkultur gefüllte Glasflaschen von 289 oder 1000 ml Inhalt pipettiert (Grazing-Ansätze). Weitere mit der verdünnten Algenkultur gefüllte Flaschen gleicher Art, jedoch ohne Zooplankter, dienten als Kontrollen. Diesen wurde die gleiche Menge Wasser aus den Zooplankton-Bechergläsern zugefügt, wie durch das Hinzupipettieren der Zooplankter in die Grazing-Ansätze gelangte. Alle Flaschen wurden auf einem Rotationsinkubator (Typ: Steemann-Nielsen, Bau: INSTITUT FÜR MEERESKUNDE, Kiel) befestigt und standardmäßig 48 Stunden langsam rotierend (1.2 U/min) im temperatur-konstanten Versuchsraum inkubiert. Gemäß der Zielsetzung, die Versuche unter möglichst feldnahen Bedingungen

durchzuführen, wurden Versuchstemperatur und Hell/Dunkel-Rhythmus der Beleuchtung (ca. $100 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) für jeden Versuch auf 1°C bzw. 1 Stunde genau auf die zur Zeit der Probennahme herrschenden Feldbedingungen eingestellt.

Am Anfang und Ende der Versuche wurden die Algenkonzentrationen in den Flaschen durch Chlorophyll-*a*-Messungen und in der Regel zusätzlich durch Zellzählungen ermittelt. Die *Phaeocystis*-Konzentration war am Versuchsanfang ($t=0\text{h}$) in allen Flaschen gleich und wurde zum Zeitpunkt $t=0\text{h}$ aus zusätzlich abgefüllten Kontrollflaschen bestimmt. Diese, in den Abbildungen im Ergebnisteil mit "Anfangswerte (A)" bezeichnete Konzentration betrug, abgesehen von den ersten bei hohen Konzentrationen durchgeführten Experimenten, gemittelt 7600 ± 2400 Zellen/ml (Mittel \pm Standardabw.) und wurde durch Verdünnung der Kulturen hergestellt, deren Zellkonzentration zuvor durch Strichkammer-Zählung ermittelt wurde. So nicht anders vermerkt, wurde stets eine Mischung aus begeißelten und nicht-begeißelten freien Einzelzellen mit Kolonien unterschiedlicher Größe zum Fraß angeboten. Dabei betrug der Anteil der Koloniezellen in der Regel 1-9% der Gesamtzellzahl. Die Versuche wurden beendet durch Herauspipettieren der Zooplankter aus den Flaschen und Abfiltrieren von regulär 250 ml Flascheninhalt auf Glasfaserfilter (Whatman GF/C, $1.2 \mu\text{m}$ Porenweite) für die Chlorophyll-*a*-Analysen und das Fixieren von 10 ml Unterproben in LUGOL'scher Lösung (Endkonzentration 0.5%) für Kolonie- und Zellzählungen nach der Utermöhl-Technik (Utermöhl 1958). Bei den Zooplanktern wurde die Mortalitätsrate bestimmt und im Falle der Copepoden in der Regel auch auf die Verfärbung des Darms sowie die Anwesenheit von Kotpillen geachtet. Danach wurden die Zooplankter in 4% Formaldehyd-Seewasser-Lösung für die spätere Bestimmung von Art und Entwicklungsstadium fixiert.

Die Pigment-Analysen wurden sofort nach Beendigung des Versuchs durchgeführt. Dazu wurden die GF/C-Filter mit 90%igem Aceton versetzt und die Pigmente 20 Minuten lang im Dunkeln bei Zimmertemperatur ($15-20^\circ\text{C}$) unter gelegentlichem Schütteln extrahiert. Vorversuche ergaben bei kürzeren oder längeren Extraktionszeiten sowie bei Verwendung von Äthanol als Extraktionsmittel oder

Aufschluß der Zellen mit Ultraschall geringere Chlorophyll-a-Konzentrationen. Nach dem Aufschluß wurden die Extrakte bei 4000 · g 15 Minuten lang in einer abgedunkelten Kühlzentrifuge (5°C) zentrifugiert und die Chlorophyll-a- und Phaeopigment-Konzentrationen in den Überständen nach Holm-Hansen et al. (1965) fluorometrisch bestimmt.

Zur Bestimmung der Zellkonzentrationen wurden bei 400facher Vergrößerung standardmäßig 32 Gesichtsfelder ausgezählt, entsprechend ca. 300-700 Zellen. Bei sehr geringer Zellkonzentration wurden mehr Gesichtsfelder ausgezählt. Zur Bestimmung der Konzentration von *Phaeocystis*-Kolonien wurde bei 100facher Vergrößerung die gesamte Zählkammer (entsprechend 10 ml) ausgezählt. Die Anzahl der Kolonien pro Kammer war sehr unterschiedlich. Die Größe der Kolonien wurde mit Hilfe eines Okularmikrometers gemessen und in mehreren Versuchen die dazugehörigen Zellzahlen pro Kolonie ermittelt. Die meisten Kolonien hatten Kugelgestalt. Schlauchförmige Kolonien wurden als Zylinder behandelt. So konnten über ihre Volumina entsprechende sphärische Durchmesser von (hypothetischen) kugelförmigen Kolonien mit gleichen Volumina, ESD (Abkürzung für "equivalent spherical diameter"), errechnet werden. Anhand dieser Daten wurde sowohl für die 1988 als auch für die 1989 in den Experimenten verwendeten Kolonien die Beziehung von Zellzahl pro Kolonie zu Koloniedurchmesser untersucht .

Als beste Näherung ergab sich in beiden Fällen eine Potenzfunktion mit den Exponenten 1.6 (Kultur: 1988; $r^2=0.90$; $n=68$) und 1.5 (Kulturen: 1989; $r^2=0.92$; $n=561$; siehe Abb. 1). Die Tatsache, daß die Zellzahl mit dem Exponenten 1.6 bzw. 1.5 vom Koloniedurchmesser abhängt, deckt sich mit der mikroskopischen Beobachtung an Kolonien aus Kulturen und Feldproben: Die Zellen befanden sich vorwiegend in der Randzone der Kolonien und haben bei größeren Kolonien auch einen größeren Abstand voneinander. Mit Hilfe der gewonnenen Beziehungen ließen sich auch Konzentrationen und Freßraten für die Koloniezellen ermitteln.

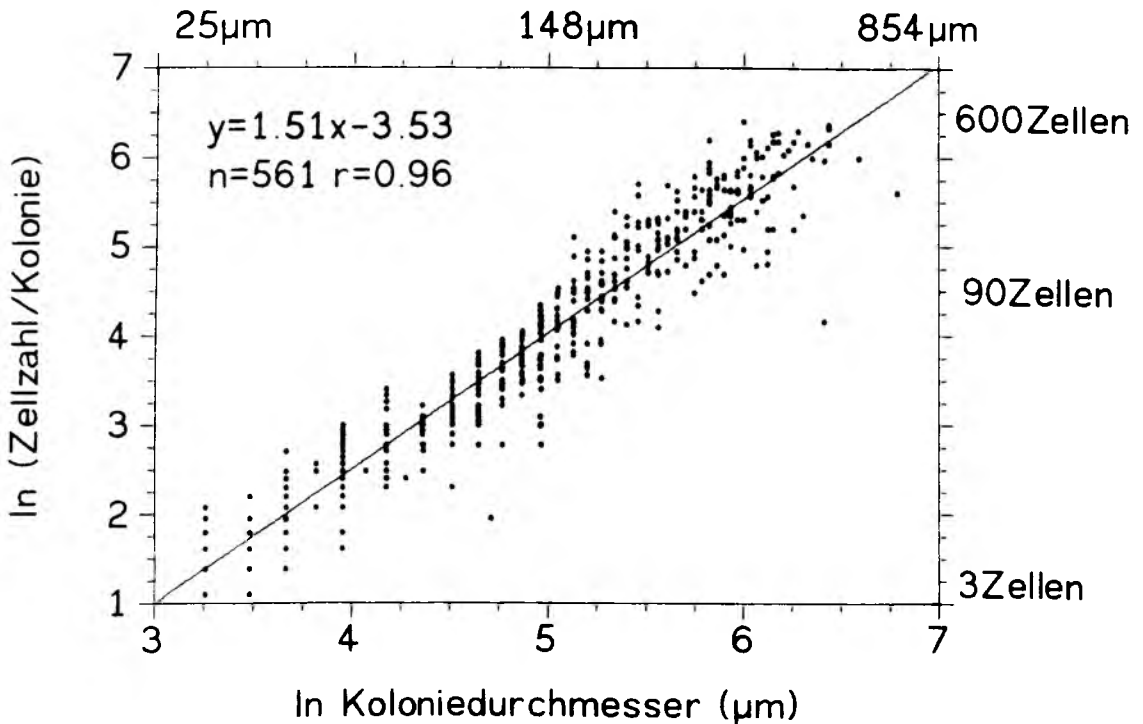


Abb. 1: Abhängigkeit der Zellzahl vom Koloniedurchmesser. Messungen an Kolonien von 25 µm-854 µm Durchmesser (ESD) aus 1989 verwendeten Kulturen in doppelt-logarithmischer Darstellung.

2.1.5 Durchführung der Experimente von 1989

Aus den Unterproben der Zooplankton-Fänge wurde durch Zählung der relative Anteil ausgesuchter Arten und Zooplankton-Gruppen bestimmt.

Die 1989 durchgeführten Grazing-Experimente hatten zum Ziel, für eine kleinere Auswahl von Zooplankton-Arten die Freßraten in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium, Futterangebot und Versuchsbedingungen genauer zu bestimmen. Diese Experimente wurden nach dem gleichen Prinzip durchgeführt wie im Jahr 1988. Jedoch wurden gemäß der anderen Zielsetzung und aufgrund der 1988 gemachten Erfahrungen einige Veränderungen vorgenommen, um die Genauigkeit und Vergleichbarkeit der Versuchsergebnisse zu erhöhen. Die Einstellung der Anfangskonzentration geschah zur Erreichung einer

größeren Genauigkeit durch Chlorophyll-a-Messungen anstatt durch Zellzählungen. Es wurde versucht, die Zooplankter auch nach Geschlecht sowie in jüngere und ältere Entwicklungsstadien zu sortieren. Diese wurden 2.5 Stunden vor Beginn des Versuchs mit Algen gleicher Zusammensetzung und Konzentration angefüttert, um überhöhte Freßraten aufgrund von Hunger zu vermeiden. Zwecks besserer Vergleichbarkeit der Versuche untereinander wurden die Versuche bei lediglich drei verschiedenen Temperaturen (10°C, 12°C, 15°C) in konstantem Schwachlicht ($8 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) durchgeführt. Letzteres sollte zu langsamerem und lichtlimitiertem Algenwachstum führen und damit Ungleichheiten im Bruttowachstum der Algen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen verringern. Weiterhin war es möglich, die Drehgeschwindigkeit des Inkubators auf 0.5 U/min zu verringern. Bei Beendigung des Versuchs wurden vor der Filtration die Kotpillen herauspipettiert, um deren möglichen Einfluß auf die Chl-a-Messungen zu eliminieren. Es wurden zwei verschiedene *Phaeocystis*-Kulturen verwendet. Zum einen eine Monokultur von *P. cf. globosa* (Kultur A) und zum anderen eine Mischkultur aus *P. cf. globosa* und den Diatomeen *Nitzschia* spp., *Skeletonema costatum* und *Thalassionema minima* (Kultur B). Der Anteil der Diatomeen-Zellen betrug 9-24% von der Gesamtzellzahl und gemäß Größenmessungen an Zellen der genannten Arten etwa 18-37% des Gesamtzellvolumens. In den 1989 durchgeführten Experimenten betrug die mittlere Konzentration an *Phaeocystis*-Zellen 3100 ± 1400 Zellen/ml mit einem Anteil von in der Regel 6-16% Koloniezellen. Es wurden ebenfalls Experimente mit hohem Anteil an Koloniezellen sowie nur mit Einzelzellen durchgeführt, deren jeweilige Konzentrationen im Ergebnisteil vermerkt sind.

2.1.6 Aufarbeitung der Daten

Die Freßraten wurden mit den Formeln von Frost (Frost 1972) aus Anfangs- und Endkonzentrationen der Algen in den Grazing- und Kontrollflaschen, der Versuchsdauer sowie der Grazerdichte berechnet. Als Konzentrationsmaße dienten Zellzahl, Koloniezahl und Zellzahl in Kolonien pro Milliliter sowie Chlorophyll-a-Gehalt pro Liter. Im Falle von Grazer-Mortalität wurde der arithmetische Mittelwert der Grazer-Dichte benutzt. Die Berech-

nungen erfolgten mit folgenden Gleichungen (Frost 1972), die hier in ihrer logarithmierten Form wiedergegeben sind:

1) Berechnung der Wachstumsrate (k) der Algen

$$k = (\ln C_2 - \ln C_1) / (t_2 - t_1) , \quad \text{mit}$$

C₁ : Algenkonzentration zum Zeitpunkt t₁ (Beginn des Versuchs),

C₂ : Algenkonzentration zum Zeitpunkt t₂ (Ende des Versuchs)
in den Kontrollen.

2) Berechnung der Grazing-Rate (g) unter Berücksichtigung der Wachstumsrate (k)

$$g = - [(\ln C_2^* - \ln C_1^*) / (t_2 - t_1)] + k , \quad \text{mit}$$

C₁^{*}: Algenkonzentration zum Zeitpunkt t₁ (Beginn des Versuchs),

C₂^{*}: Algenkonzentration zum Zeitpunkt t₂ (Ende des Versuchs)
in den Versuchsansätzen.

3) Berechnung der mittleren Algenkonzentration C im Versuchsansatz

$$C = [C_1^* \cdot (C_2^* / C_1^* - 1)] / [(t_2 - t_1) \cdot (k - g)]$$

für k ungleich g;

bei k = g ist C = C₁^{*} = C₂^{*} (kein Nettowachstum).

4) Berechnung der Filtrationsrate F und der Ingestionsrate I

$$F = g \cdot V / N \quad \text{und} \quad I = g \cdot C \cdot V / N , \quad \text{mit}$$

N: Grazeranzahl pro Versuchsgefäß,

V: Volumen des Versuchsgefäßes.

Bei Gebrauch der Einheiten [ml] für Volumen, z.B. [Zellzahl/ml] für Konzentrationen und [d] für Zeitintervalle in Tagen, ergeben sich für k und g [d⁻¹], für F [ml/(Ind. d)] und für I die Einheit [Zellzahl/(Ind. d)]. Der Ausdruck Filtrationsrate wurde auch für nicht-filtrierende Organismen gebraucht, welche ihre Futterorganismen "ergreifen". Diese "räuberische" Freßweise könnte z.B. im Falle des Fressens von großen Kolonien zutreffen. Der Ausdruck Filtrationsrate wurde also allgemein für das von Futterorganismen befreite Wasservolumen ("volume swept clear") pro Zeiteinheit und "Grazer" gebraucht. Die Filtrationsrate ist ein Maß für die Freßaktivität und ermöglicht Vergleiche mit der Freßaktivität in anderen Versuchen. Die Ingestionsrate hängt direkt mit der Algenkonzentration während des Versuchs zusammen, da sie das Produkt

aus Filtrationsrate und mittlerer Algenkonzentration darstellt. Sie gibt an, wieviel pro Grazer-Individuum und Zeiteinheit gefressen wurde. Für den Fall, daß der tägliche Wegfraß von Zellen mangels ausreichender Zellzählungen aus dem Wegfraß an Chl-a berechnet wurde, ist dies im Text des Ergebnisteils angegeben. Bei dieser Berechnung wurde die Ingestionsrate ($\text{ng Chl-}\underline{\text{a}}/(\text{Ind. d})$) durch den mittleren Chl-a-Gehalt pro Zelle geteilt, welcher als arithmetisches Mittel des spezifischen Chl-a-Gehalts in den Kontrollen zu Beginn und am Ende des Versuchs angenommen wurde.

2.1.7 Statistische Behandlung der Daten

Bei Parallelbestimmungen von Konzentrationen sowie daraus abgeleiteten Filtrations- und Ingestionsraten wurde der Mittelwert und als Streuungsmaß die Standardabweichung unter Angabe der Anzahl der Parallelbestimmungen (n) angegeben.

Um zu überprüfen, ob das bei unterschiedlichen Konzentrationen oder Versuchsbedingungen bestimmte Grazing einer Art statistisch signifikant sei, wurde wie folgt verfahren: Die am Ende der Inkubation bestimmten Konzentrationen in den Kontroll- und Grazing-Ansätzen aller mit der jeweiligen Art durchgeführten Versuche wurden normiert, indem sie je Versuch durch die mittlere Konzentration in den Kontrollen geteilt wurden. Dann wurde mit Hilfe des verteilungsfreien WILCOXON-TESTs für zwei nicht-verbundene Stichproben (Sokal & Rohlf, 1981) die Null-Hypothese: "Die Konzentrationen aus Kontroll- und Grazing-Ansätzen entstammen derselben Grundgesamtheit" einseitig getestet (Konzentrationen in Grazing-Ansätzen signifikant geringer oder nicht verschieden gegenüber den Kontrollen). Bei Verwerfung der Null-Hypothese, wurde die Tatsache des Grazing an *Phaeocystis* durch die betreffende Art als signifikant betrachtet. Die Testergebnisse sind in der Zusammenfassung (Abschnitt 2.2.5) unter Angabe des Signifikanzniveaus aufgeführt.

2.2 Ergebnisse

2.2.1 Übersicht und Vorkommen der untersuchten Zooplankter

In den 1988 und 1989 durchgeführten Experimenten wurden 18 Arten auf ihr Freßverhalten bezüglich *Phaeocystis* untersucht (siehe Tab. 1). Diese gehören vorwiegend zu den meroplanktisch lebenden Polychaeten- und Crustaceenlarven sowie zu der holoplanktisch lebenden Crustaceenklasse Copepoda.

Tab. 1: Liste der in den Freßexperimenten getesteten Arten.

(L): meroplanktische Larven, * synonym mit *N. miliaris*.

Klasse / Ordnung*	Familie	Art
Dinoflagellida*	Noctilucaceae	<i>Noctiluca scintillans</i> *
Polychaeta	Tomopteridae	<i>Tomopteris</i> sp.
Polychaeta (L)	Spionidae	<i>Polydora pulchra</i> Spionide 2 (nicht bestimmte Art)
Cladocera*	Polyphemidae	<i>Evadne nordmanni</i>
Copepoda	Calanoidae	<i>Acartia clausi</i> <i>Centropages hamatus</i> <i>Pseudocalanus elongatus</i> <i>Temora longicornis</i> <i>Calanus helgolandicus</i>
Cirripedia (L)	Balanidae	<i>Semibalanus balanoides</i> <i>Balanus crenatus</i>
Decapoda (L)	Callinassidae	<i>Upogebia deltaura</i>
	Galatheidae	<i>Galathea intermedia</i>
	Paguridae	<i>Pagurus pubescens</i>
	Portunidae	<i>Carcinus maenas</i> <i>Portunus depurator</i> <i>Portunus holsatus</i>

Die Freßexperimente mit den in der Tab. 1 aufgeführten Arten wurden zu jenen Zeiten durchgeführt, in welchen die betreffenden Arten zahlreich im Plankton vertreten waren. Eine Übersicht der relativen Abundanzen von Meroplanktern und Holoplanktern (Copepoden und Cladoceren) gibt Abb. 2 wieder. In den Proben

vom 14. April bis 19. Mai dominierten die Copepoden stark (arithm. Mittel: 95%). Im weiteren Jahresverlauf waren auch andere Gruppen anzahlmäßig von Bedeutung mit einem arithmetischen Mittel von 30% und dominierten in einzelnen Fängen das Zooplankton. Die Cladoceren traten überwiegend im Juni und Juli auf, wohingegen im August und September das Meroplankton besonders bedeutsam war. Nicht in die Abbildung aufgenommen sind größere Holoplankter (Pfeilwürmer, Tomopteridae, Quallen, Fischlarven etc.) sowie der in den Juni-Proben häufig vorkommende Dinoflagellat *Noctiluca scintillans*.

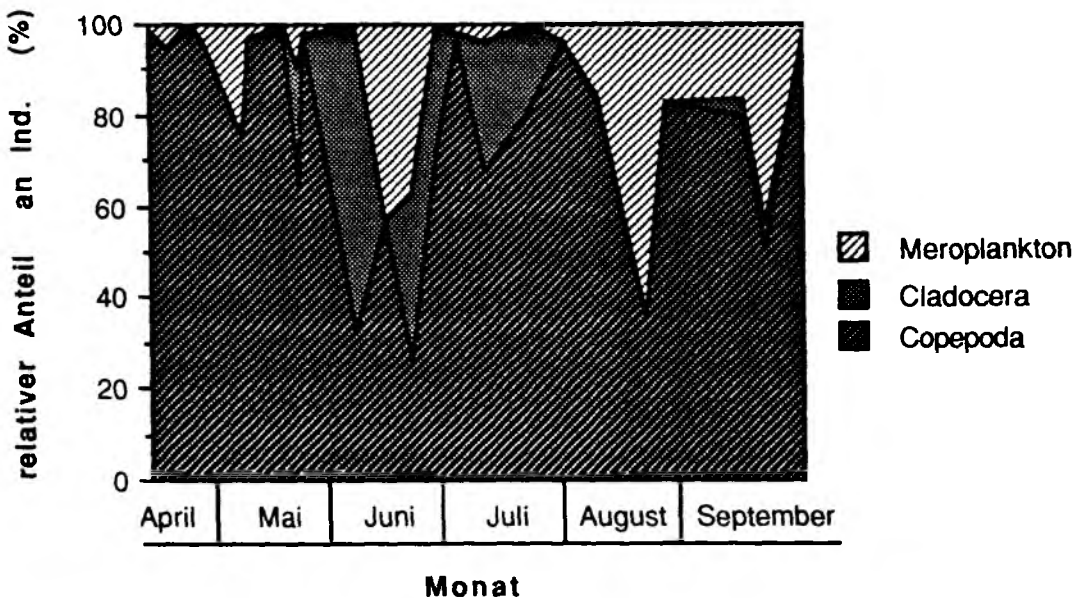


Abb. 2: Prozentuale Verteilung von Meroplankton (Polychaeten-, Cirripedier-, und Dekapodenlarven), Cladoceren und Copepoden im saisonalen Verlauf. Kumulative Auftragung.

Betrachtet man die Copepoden näher, so lassen sich auch hier saisonale Unterschiede im Auftreten erkennen (Abb. 3). Im Frühjahr dominierte *Acartia clausi*, deren Bedeutung im Herbst wesentlich geringer war. Im Herbst dominierten der im Frühjahr zweithäufigste Copepode *Temora longicornis* und die im Frühjahr seltenen *Calanus* spp. Während der Sommermonate, in denen alle Arten im Plankton vertreten waren, wurde eine Übergangssituation zwischen den Frühjahrs- und Herbstverhältnissen angetroffen. Die anderen Copepoden der Gattungen *Centropages*, *Paracalanus* und

Pseudocalanus waren im Frühjahr und Sommer häufiger als im Herbst.

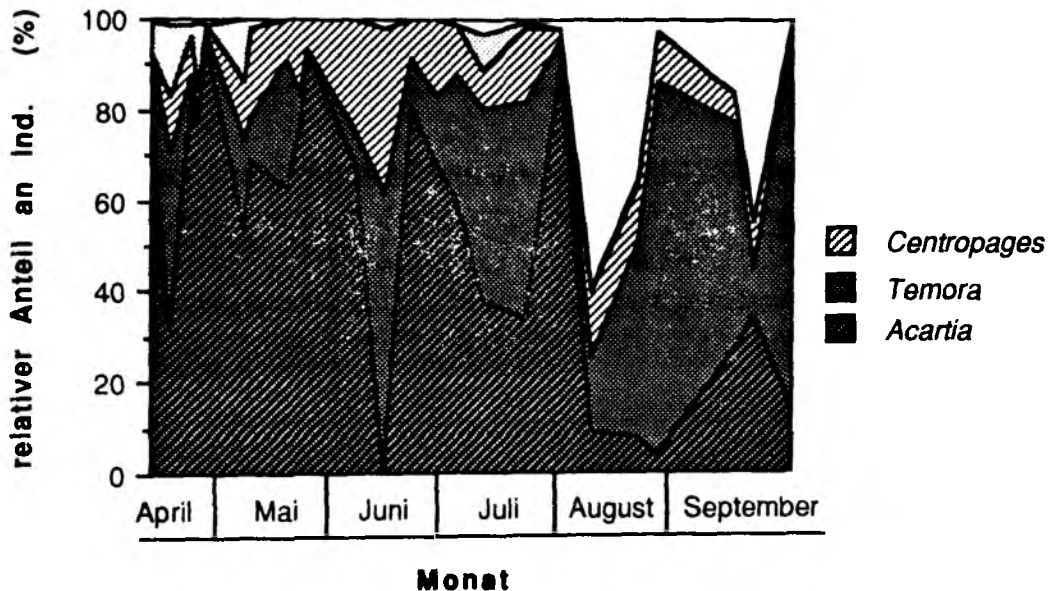


Abb. 3: Prozentuale Verteilung der Copepodenarten im saisonalen Verlauf.
Kumulative Auftragung.

2.2.2 Mortalität

In der Regel war die Mortalitätsrate der Grazer in den Experimenten gering (siehe Tab. 2). Eine Ausnahme stellen die hohen Mortalitätsraten in den Experimenten mit *Evadne nordmanni* und *Galathea intermedia* dar. Innerhalb der Gruppe der Copepoden war die Mortalität von *Centropages hamatus* und *Pseudocalanus elongatus* im Vergleich zu den anderen Copepoden höher. Nicht aufgeführt ist die Rate für *Noctiluca scintillans*, da diese Art in der Lage ist, sich innerhalb der Inkubationszeit zu vermehren.

In den Inkubationen mit *Phaeocystis* fand sich keine höhere Mortalität gegenüber Inkubationen mit anderen Algen oder Inkubationen in filtriertem Seewasser. Es ergab sich also kein Hinweis auf eine starke Schädigung der Grazer durch die Anwesenheit bzw. Ingestion von *Phaeocystis* innerhalb der Inkubationsdauer von in der Regel 48 Stunden.

Tab. 2: Mortalitätsraten der verwendeten Grazer-Arten in den Inkubations-
experimenten mit *Phaeocystis* sowie mit einer Mischkultur von
Dunaliella, *Isochrysis* u. *Skeletonema* (D/I/S) oder filtriertem
Seewasser (FSW) zum Vergleich. Mittelwerte+Standardabw. für n
Bestimmungen. (Inkubationsdauer: 24-72 Std., in der Regel 48 Std.,
Versuchstemperatur: 8-15°C).

Grazer-Art	Mortalitätsrate <i>Phaeocystis</i> [%/d]	n	Mortalitätsrate Kontrolle [%/d]			
			FSW	n	D/I/S	n
<i>Polydora pulchra</i>	3 ± 3	4				
<i>Spionide 2</i>	0 ± 0	1			8	1
<i>Semibalanus balanoides</i>	8 ± 4	5	13	1		
<i>Balanus crenatus</i>	10 ± 6	5	5	1		
<i>Upogebia deltaura</i>	17	1				
<i>Galathea intermedia</i>	17 ± 24	3				
<i>Pagurus pubescens</i>	14 ± 2	2				
<i>Carcinus maenas</i>	3 ± 3	7				
<i>Portunus depurator</i>	4 ± 6	3			0	1
<i>Portunus holsatus</i>	0 ± 0	6				
<i>Acartia clausi</i>	8 ± 3	6	16	1		
<i>Temora longicornis</i>	5 ± 5	4	27	1		
<i>T. longicornis nauplii</i>	19 ± 5	3			15	1
<i>Centropages hamatus</i>	18 ± 8	4			64 ± 36	2
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	21 ± 7	5			24	1
<i>Calanus helgolandicus</i>	7 ± 13	5			0	1
<i>Evadne nordmanni</i>	66 ± 20	5	70 ± 20	2	70 ± 20	2

2.2.3 *Phaeocystis*-Grazing durch Meroplankton

2.2.3.1 Polychaetenlarven

Am 21. Juni und 18. August 1988 wurde je ein Freßexperiment mit Nectochaetalarven des Spioniden *Polydora pulchra* sowie einem weiteren, nicht näher bestimmbaren Vertreter aus dieser Familie durchgeführt (Spionide 2). Versuchsansätze mit *Dunaliella* sp., *Isochrysis galbana* und *Skeletonema costatum* dienten zur Überprüfung der "Freßstimmung" (feeding-mode) der Polychaeten und zum Vergleich mit den *Phaeocystis*-Ansätzen.

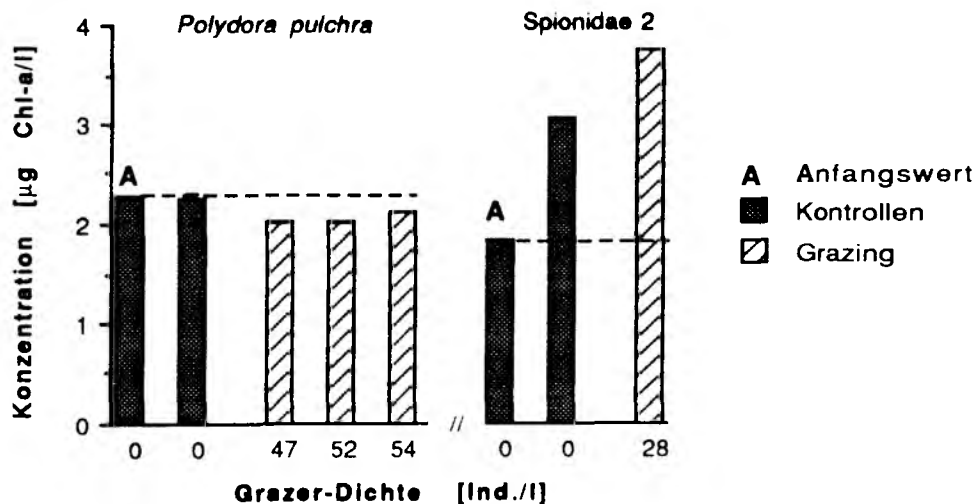


Abb. 4: Chl-a-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit zwei verschiedenen Polychaetenlarven und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Mittelwert und Standardabw. der Kontrollen in Experiment 1 (*P. pulchra*) bei n=3. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 8900 Einzel- u. 320 Koloniezellen/ml [Experiment 1], 4500 Einzel- u. 250 Koloniezellen/ml [Experiment 2]; Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 17°C [Experiment 1], 14°C [Experiment 2]).

Wie in der Abb. 4 dargestellt, war die *Phaeocystis*-Konzentration in allen drei Versuchsansätzen mit *Polydora pulchra* niedriger als in den Kontrollen, was als ein Wegfraß von *Phaeocystis* interpretiert wird (siehe Abschnitt 2.1.6), doch betrug der Unterschied im Mittel nur 9%. Kein Grazing an *Phaeocystis* wurde im Versuch mit dem zweiten Spioniden beobachtet. Dieser fraß aber

von der Mischkultur mit den Vergleichsalgen (siehe Tab. 3). Aus dem über Zellzählungen ermittelten spezifischen Gehalt von 0.25 $\mu\text{g Chl-a/Zelle}$, ergab sich für *P. pulchra* ein errechneter Wegfraß von im Mittel 7700 *Phaeocystis*-Zellen pro Individuum pro Tag [/(Ind. d)]. Der Wegfraß der Vergleichsalgen zeigt, daß das Nichtfressen der *Phaeocystis*-Kultur durch die zweite Spionidenart nicht durch die Methodik bedingt war. In Tab. 3 sind die errechneten Filtrations- und Ingestionsraten sowie die zugehörigen mittleren Grazer- und Algenkonzentrationen aufgeführt. Die Filtrationsraten von *Polydora pulchra* zeigten eine abnehmende Tendenz mit steigender Grazer-Dichte.

Tab. 3: Filtrations- und Ingestionsraten zweier Polychaetenlarven (*Nectochaeta*) an *Phaeocystis* und einer Mischkultur aus *Dunaliella* u. *Isochrysis* (Kulturen: 1988).

Grazer- Art	Algen- kultur	Tempe- ratur °C	Grazer- Dichte Ind./l	mittlere Konzentration $\mu\text{g Chl-a/l}$	Filtrations- rate $\text{ml}/(\text{Ind. d})$	Ingestions- rate $\text{ng Chl-a}/(\text{Ind. d})$
<i>Polydora pulchra</i>	<i>Phaeo- cystis</i>	17	47	2.2	1.1	2.4
			52	2.2	1.0	2.2
			54	2.2	0.6	1.2
"	Misch- kultur	17	52	6.3	0.7	4.2
Spio- nide 2	<i>Phaeo- cystis</i>	14	8	2.7	-3.8	-10.0
"	Misch- kultur	14	19	4.8	7.5	35.8

Die Filtrationsraten von *Polydora pulchra* lagen im Experiment mit *Phaeocystis* in etwa gleicher Größe wie im Experiment mit der Mischkultur, doch lagen beide Raten eine Größenordnung unter der Filtrationsrate, welche für die zweite Spionidenart mit der Mischkultur als Futter ermittelt wurde. Die Ingestionsrate des zweiten Spioniden bezüglich *Phaeocystis* ist negativ. Das bestätigen auch zur Überprüfung durchgeführte Zellzählungen, bei welchen sich höhere Gesamtzellzahlen im Grazing-Ansatz (13 000 Zellen/ml) im Vergleich zur Kontrolle (10 000 Zellen/ml) ergaben.

Dieses Ergebnis deutet auf eine Stimulierung des Algenwachstums durch die Anwesenheit der Zooplanktonorganismen.

2.2.3.2 Cirripedierlarven

Es wurden Naupliuslarven zweier Seepockenarten aus der Familie Balanidae auf ihr Grazing-Verhalten bezüglich *Phaeocystis* untersucht: *Semibalanus balanoides* und *Balanus crenatus*. Mit *Semibalanus balanoides* wurde am 21. April 1988 das erste Freß-experiment dieser Arbeit durchgeführt. Bei einer Grazer-Dichte von 324 Ind./l und hoher Futterkonzentration ($38 \mu\text{g Chl-}a/l \hat{=} 270\,000$ Einzelzellen/ml) ergaben sich nur geringfügige Unterschiede zwischen Grazing-Ansatz und Kontrolle. Die Zellkonzentration war um 10% vermindert, der Chl-a-Gehalt jedoch um 5% erhöht. Dieser Versuch wurde am 4. Mai 1989 bei niedrigerer Futterkonzentration und unter Verwendung mehrerer Parallelen wiederholt. Dabei wurden ebenfalls geringfügig erhöhte Chl-a-Konzentrationen in den Grazing-Ansätzen gefunden (Abb. 5). In beiden Versuchen wurde kein Grazing von *Semibalanus balanoides* an *Phaeocystis* festgestellt.

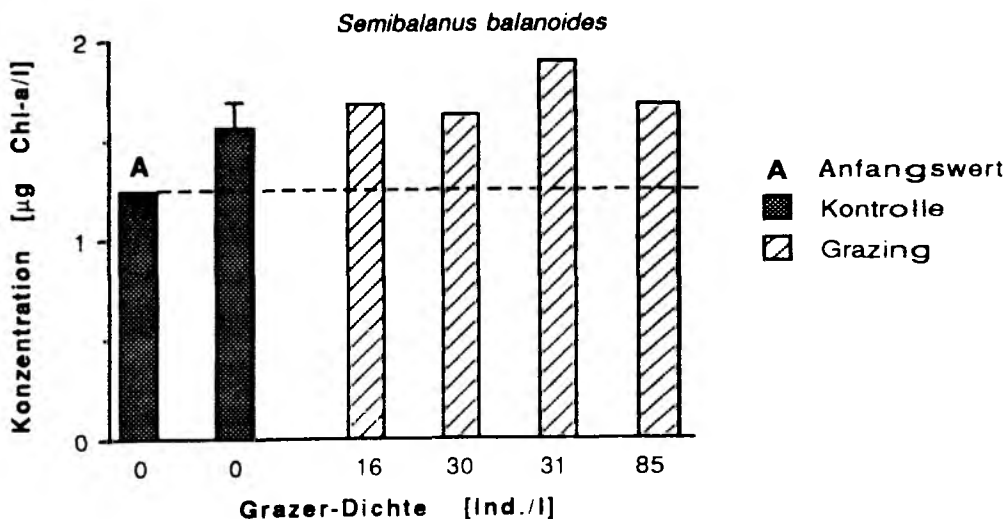


Abb. 5: Chl-a-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Semibalanus balanoides*-Naupliuslarven und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Mittelwert u. Standardabw. der Kontrollen für n=3. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 2100 Einzel- u. 40 Koloniezellen/ml; Kultur: 1989; Versuchstemperatur: 10°C).

Am 7. und 18. August 1988 wurden Freßexperimente mit *Balanus crenatus* durchgeführt. Wie in Abb. 6 zu sehen, ergab sich in allen Grazing-Ansätzen mit *Phaeocystis* ein deutlicher Wegfraß. Die maximale spezifische Filtrationsrate dieser Larven betrug 1.9 ml/(Ind. d), siehe Tab. 4, die maximale Ingestionsrate betrug 2.6 ng Chl-a/(Ind. d), was bei einem mittleren Pigmentgehalt von 0.26 pg Chl-a/Zelle einem errechneten Wegfraß von täglich 10 000 Zellen pro Individuum entspricht.

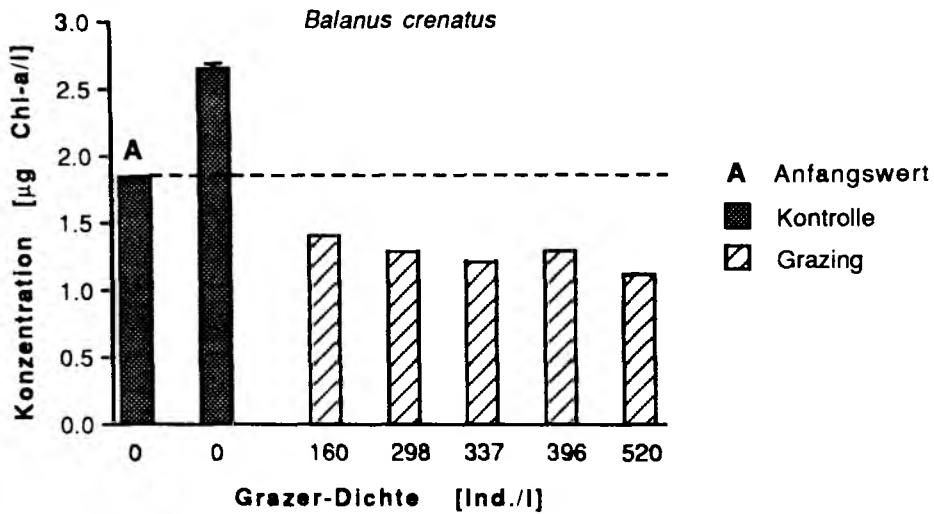


Abb. 6: Chl-a-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Balanus crenatus*-Naupliuslarven und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Mittelwert \pm Standardabw. der Kontrollen für n=2. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 5500 Einzel- u. 50 Koloniezellen/ml; Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 17°C).

Tab. 4: Filtrations- und Ingestionsraten der Cirripedierlarven *Semibalanus balanoides* und *Balanus crenatus* an *Phaeocystis* und einer Mischkultur aus *Dunaliella* u. *Isochrysis*. Mittelwerte u. Standardabw. für n=3. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 6).

Grazer- Art	Algen- kultur	Tempe- ratur °C	Grazer- Dichte Ind./l	mittlere Konzentration µg Chl-a/l	Filtrations- rate ml/(Ind. d)	Ingestions- rate ng Chl-a/(Ind. d)
<i>S. bala-</i> <i>noides</i>	<i>Phaeo-</i> <i>cystis</i>	8 10	324 29±19	47.1 1.5±0.0	-0.1 -0.6±0.4	-0.5 -0.9±0.6
<i>B. cre-</i> <i>natus</i>	<i>Phaeo-</i> <i>cystis</i>	17 "	160 298	1.3 1.3	1.9 1.2	2.6 1.5
"	"	"	337	1.2	1.1	1.4
"	"	"	396	1.3	0.9	1.1
"	"	"	520	1.2	0.8	0.9
"	Misch- kultur	"	204	6.8	0.3	1.9

Wie im Experiment mit *Polydora* zeigte sich auch hier eine Abnahme der Filtrationsrate mit steigender Grazer-Dichte. Vorgeschlagen wird ein nicht-linearer Zusammenhang. Eine logarithmische Funktion ergab die beste Näherung ($r^2=0.99$) an die Meßwertpaare (siehe Abb. 7).

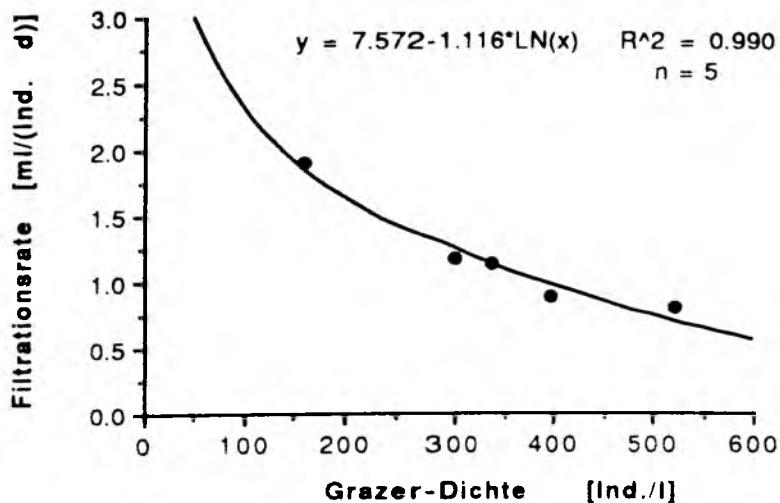


Abb. 7: Filtrationsraten von *Balanus crenatus*-Naupliuslarven an *Phaeocystis* in Abhängigkeit von der Grazer-Dichte. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 6).

2.2.3.3 Dekapodenlarven

Zwischen dem 21. Juni und 21. August 1988 wurde mit zwei Arten der Gattung *Portunus* und einer Art der Gattung *Galathea* Grazing-Versuche an *Phaeocystis* durchgeführt. In einem Versuch mit *Portunus depurator* (Zoëa III-V) ergaben sich sowohl aus den Chl-a-Messungen als auch aus Zellzählungen negative Freßraten. Diese Art fraß jedoch ebenfalls nicht von der Vergleichskultur mit *Dunaliella* und *Isochrysis*. Bei einer Wiederholung des Versuchs am 24. Juni 1989 zeigten sich deutlich erniedrigte Chl-a-Konzentrationen in den Grazing-Ansätzen (Zoëa IV+V), aus welchen sich geringe (positive) Freßraten an *Phaeocystis* ergaben. Stärkeres Grazing wurde in einem Versuch für *Portunus holsatus* (Megalopa-Stadien) ermittelt. In allen vier Ansätzen wurden Chl-a-Abnahmen von 17 bis 58 Prozent gegenüber dem Mittelwert der Kontrollen gemessen, die in diesem Experiment jedoch eine relativ starke Streuung aufweisen (Abb. 8). Der mittleren Ingestionsrate von 28 ng Chl-a/(Ind. d) entspricht ein errechneter Wegfraß von täglich 97 000 Zellen pro Individuum. In einem der Ansätze fand kein Wegfraß statt. An dieser Stelle sei noch einmal darauf hingewiesen, daß stets das Entwicklungsstadium der Larven am Versuchs-ende bestimmt wurde.

Grazing wurde auch im Fall von *Galathea intermedia* (Megalopa-Stadien) festgestellt, bei der in allen 3 Ansätzen Chl-a-Konzentrationen deutlich unterhalb der Kontrollwerte gemessen wurden (siehe Abb. 9). Zellzählungen ergaben ebenfalls eine Reduktion der Zellkonzentration von etwa 10% und eine Ingestionsrate von $130\,000 \pm 63\,000$ Zellen/(Ind. d). Für die in demselben Experiment getestete Art *Carcinus maenas* (Zoëa III-V) wurde kein Grazing festgestellt (siehe Abb. 9). Dies ergab auch ein zweiter am 9. Mai 1989 durchgeführter Versuch mit Zoëalarven (I+II) von *C. maenas*. Auch für *Upogebia deltaura* (spätes Larvenstadium) wurde kein Grazing festgestellt, doch liegen keine Parallelmessungen vor. Ein Experiment mit Zoëa II-Larven von *Pagurus pubescens* am 4. August 1988 ergab in einem der zwei Grazing-Ansätze einen deutlichen Wegfraß von *Phaeocystis*. Die untenstehende Tab. 5 faßt die mit den Dekapodenlarven durchgeführten Experimente zusammen.

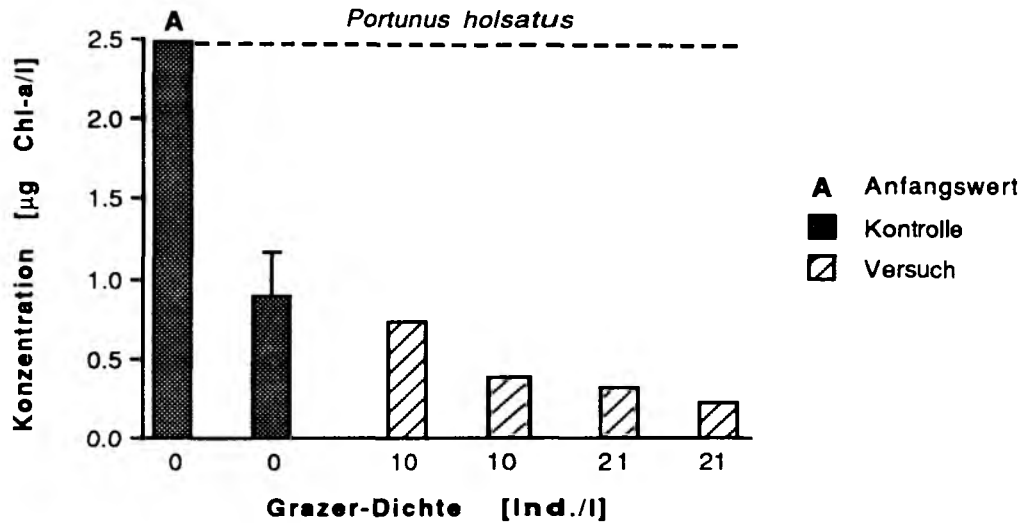


Abb. 8: Chl-*a*-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Portunus holsatus*-Megalopalarven und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Mittelwerte u. Standardabw. der Kontrollen für n=3. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 8600 Einzel- u. 14 Koloniezellen/ml; Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 17°C).

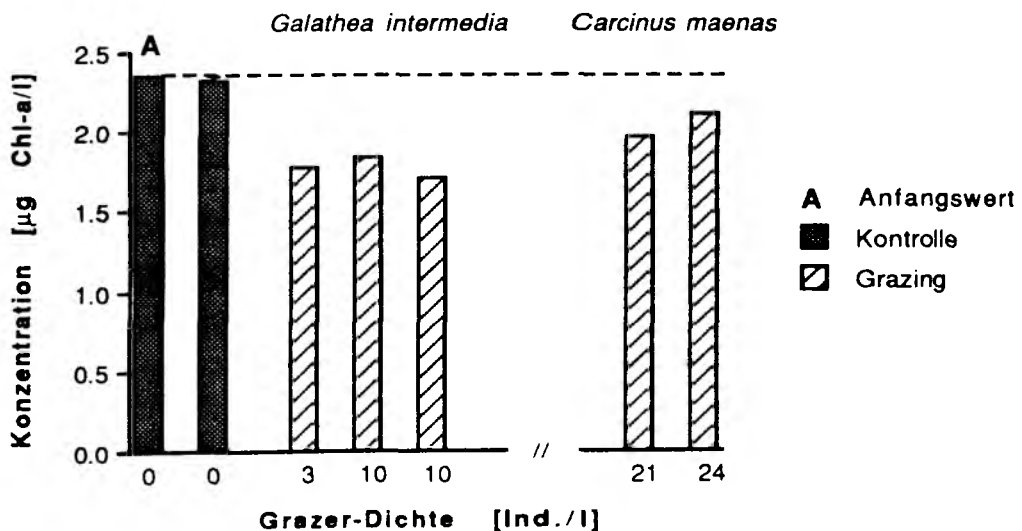


Abb. 9: Chl-*a*-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Galathea intermedia*- und *Carcinus maenas*-Zoëalarven und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Mittelwerte u. Standardabw. der Kontrollen für n=3. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 13 400 Einzel- u. 100 Koloniezellen/ml; Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 17°C).

Tab. 5: Filtrations- und Ingestionsraten 5 verschiedener Dekapodenlarven (Stadien siehe Text) an *Phaeocystis* im Vergleich: *Portunus depurator*, *Portunus holsatus*, *Galathea intermedia*, *Carcinus maenas* und *Upogebia deltaura*. Mittelwerte \pm Standardabw. für n = Anzahl der Parallelbestimmungen (siehe Tabelle), Kulturen: 1988, 1989 (A).

Grazer- Art	Tempe- ratur °C	n	Grazer- Dichte Ind./l	Kultur	mittlere Konzentration $\mu\text{g Chl-}a/l$	Filtrations- rate $\text{ml}/(\text{Ind. d})$	Ingestions- rate $\text{ng Chl-}a/(\text{Ind. d})$
<i>P. depu- rator</i>	12	2	47 \pm 23	1989	1.3 \pm 0.3	4.0 \pm 0.6	5.7 \pm 1.9
	14	2	17 \pm 7	1988	2.9 \pm 0.4	-11.5 \pm 2.3	-33.4 \pm 5.4
<i>P. hol- satus</i>	17	4	16 \pm 5	1988	1.2 \pm 0.2	26.2 \pm 11.2	28.5 \pm 11.3
<i>G. inter- media</i>	17	3	8 \pm 3	1988	1.9 \pm 0.0	8.2 \pm 5.1	15.5 \pm 9.6
<i>C. maenas</i>	10	4	38 \pm 19	1989	2.7 \pm 0.2	-0.3 \pm 0.5	-1.0 \pm 1.4
	17	2	23 \pm 2	1988	2.0 \pm 0.0	-0.8 \pm 0.8	-1.6 \pm 1.6
<i>P. pubes- cens</i>	17	2	10 \pm 21	1988	2.6 \pm 0.6	18.4 \pm 22.1	35.2 \pm 47.2
<i>U. del- taura</i>	17	1	17	1988	1.9	-8.5	-16.4

2.2.4 *Phaeocystis*-Grazing durch Holoplankton

2.2.4.1 Copepoden

2.2.4.1.1 *Acartia clausi*

Zusammen mit *Temora longicornis* waren *Acartia* spp. die am stärksten vertretenen Copepoden; letztere dominierten zahlenmäßig das Mesozooplankton im Frühjahr (siehe Abschnitt 2.2.1).

Mit *Acartia clausi* wurden 3 Grazing-Experimente im Jahr 1988 durchgeführt. Bei zwei Experimenten, ausgeführt am 28. April und

2. Mai bei relativ hoher Futterkonzentration und Grazer-Dichte (siehe Tab. 6), ergaben sich in allen Grazing-Ansätzen höhere Chlorophyll-a-Konzentrationen relativ zu den Kontrollen (+5 bis 16%), mit dem Ergebnis negativer Grazing-Raten (siehe Tab. 6). Die Änderungen in den Zellkonzentrationen im zweiten Experiment, in welchem *Acartia clausi* zusammen mit *Temora longicornis* getestet wurde, zeigt Abb. 11.

Tab. 6: Filtrations- und Ingestionsraten von *Acartia clausi*. Ergebnisse aus zwei 1988 durchgeführten Versuchen. (Versuchstemperatur: 9°C; *Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 51 000 Einzel-[Experiment 1] bzw. 40 000 Einzelzellen/ml [Experiment 2]).

Experi- ment	Grazer- Dichte n/l	mittlere Konzentration µg Chl-a/l	Filtrations- rate ml/(Ind. d)	Ingestions- rate ng Chl-a/(Ind. d)
1	346	11.6	- 0.2	- 2.4
2	154	28.2	- 0.2	- 4.5
2	309	31.3	- 0.4	- 11.7

Zur Überprüfung des Grazing-Verhaltens von *Acartia* wurde am 8. September noch ein drittes, umfangreicheres Experiment unter "Standardbedingungen" durchgeführt. Zugaben von NH_4^+ in Form wässriger Ammoniumkarbonat-Lösung sollten zeigen, ob die mehrfach beobachtete Stimulierung des Phytoplankton-Wachstums in den Grazing-Ansätzen ihre Ursache in der Ammonium-Exkretion der Grazer hat. Diese Stimulation führt zu einer Unterschätzung der Grazing-Raten, bei deren Berechnung von einer gleichen Wachstumsrate (k) in Grazing- und Kontrollansätzen ausgegangen wird. Der Umfang der Zugabe wurde gemäß Literaturangaben zur Exkretionsrate von *Acartia* (Kjørboe et al. 1985a) abgeschätzt. In den 4 Grazing-Ansätzen mit keinem bzw. geringem Zusatz ergaben sich keine nennenswerten Unterschiede zu den Kontrollen. Auch in den Kontrollen mit zusätzlich 12 µmol/l Ammoniumkarbonat (AK) zeigte sich keine erhöhte Chl-a-Konzentration gegenüber den Kontrollen ohne AK-Zusatz, was bei einer Stimulierung des Algenwachstums durch NH_4^+ zu erwarten gewesen wäre (siehe Abb. 10).

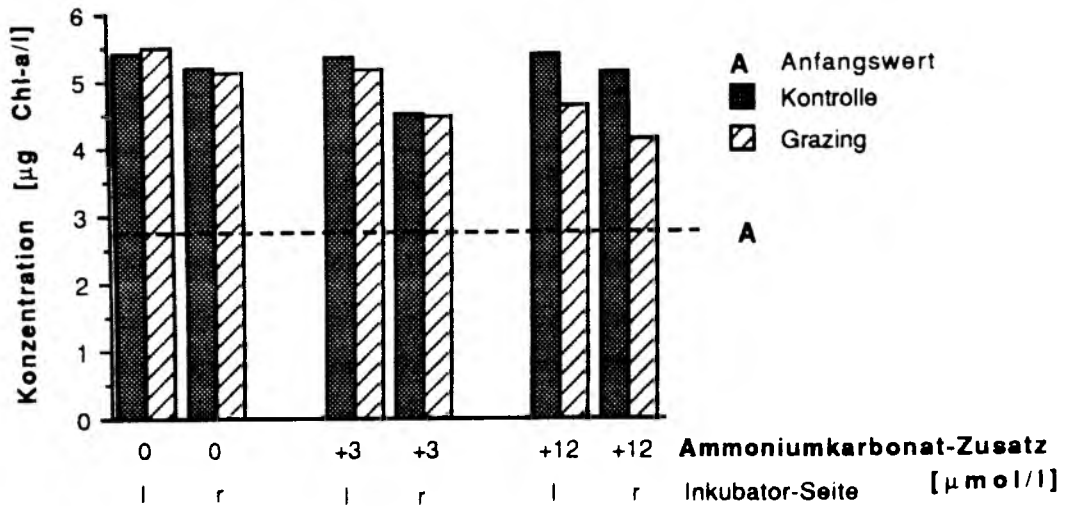


Abb. 10: Chl-a-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Acartia clausi* (ältere Copepoditstadien >280 µm) und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A, t=0h) und nach 48 Std. Untereinander vergleichbar sind jeweils Ansätze von der linken (l) oder der rechten Seite (r) des Inkubators (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 5300 Einzelzellen/ml; Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 16°C).

In keinem der drei bisher beschriebenen Versuche wurden Kotpillen gefunden oder Copepoden mit gefärbten Därmen beobachtet, was beides ein Indiz für Grazing gewesen wäre.

2.2.4.1.2 *Temora longicornis*

Temora war in den Planktonproben der am zweitstärksten vertretene Copepode (siehe Abschnitt 2.2.1), dem in küstennäheren Gewässern wie dem Wattenmeer noch größere Bedeutung zukommt (Fransz 1976, siehe auch Abschnitt 3.2.1).

In einem ersten Versuch am 2. Mai 1988 wurden *Temora* und *Acartia* (siehe Abschnitt 2.2.4.1.1, Seite 29) eine hohe Konzentration von *Phaeocystis*-Einzelzellen angeboten. Im Gegensatz zu *Acartia* war in allen Ansätzen mit *Temora* Grazing zu verzeichnen: Die Abnahmen der Chlorophyll-a-Konzentration in den Grazing-Ansätzen betrugen 28-37% gegenüber den Kontrollen. Entsprechend fanden sich

Abnahmen in der Zellkonzentration, die etwas größer waren und zwischen 38% und 57% lagen (siehe Abb. 11). Wie auch bei *Balanus crenatus* zeigte sich eine deutliche Abnahme der Filtrationsleistung der Copepoden mit zunehmender Grazer-Dichte (Abb. 12). Die Daten suggerieren einen nicht-linearen Zusammenhang.

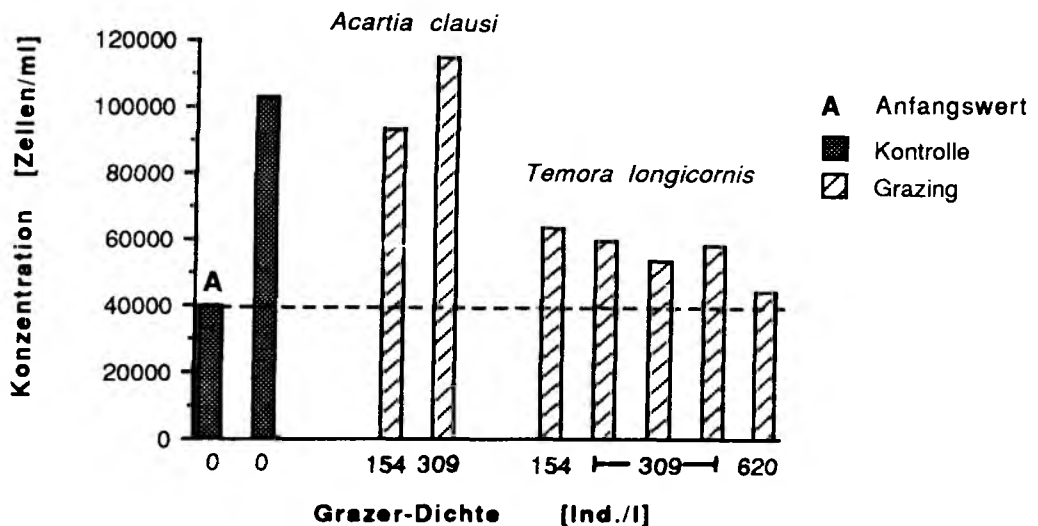


Abb. 11: Zellkonzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Acartia clausi* (C 6) sowie *Temora longicornis* (C 6) und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 9°C).

Dieses Ergebnis wurde am 24. Juni 1989 in einem Experiment bei niedrigerer Grazer-Dichte und Futterkonzentration überprüft. Dabei wurde adulten Weibchen eine Mischung von Einzelzellen und Kolonien von *Phaeocystis* zum Fraß angeboten. In ähnlicher Weise wie im vorigen Versuch ergab sich auch in diesem Bereich von Grazer-Dichte und Futterkonzentration ein von der Grazer-Dichte abhängiger Wegfraß von Einzel- und Koloniezellen (siehe Abb. 13). Die Filtrationsrate sank dementsprechend von 6.1 ml/(Ind. d) bei niedrigster Grazer-Dichte auf 1.7 ml/(Ind. d) bei höchster Grazer-Dichte.

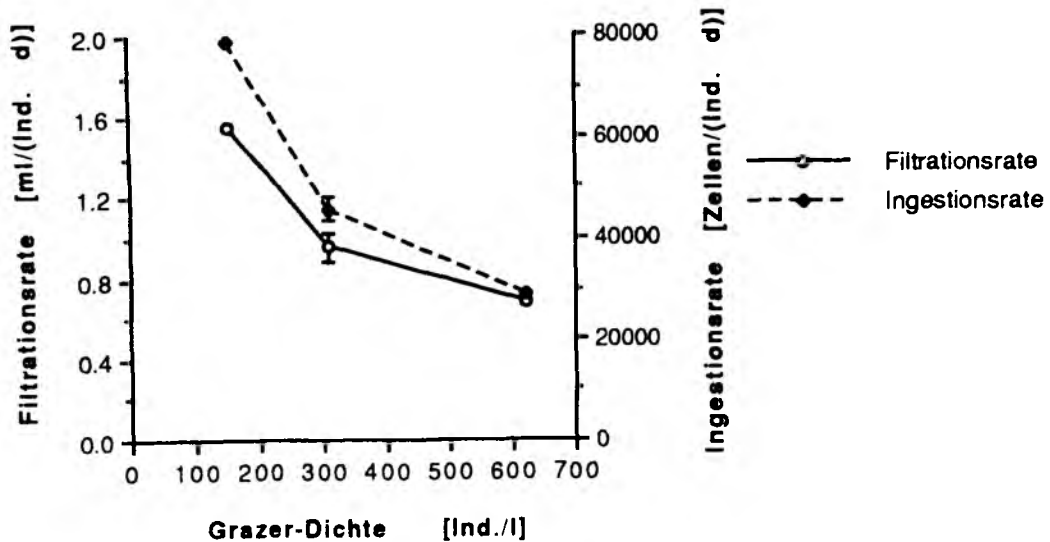


Abb. 12: Filtrations- und Ingestionsraten von *Temora* (C 6) an *Phaeocystis* in Abhängigkeit von der Grazer-Dichte. Mittelwerte u. Standardabw. für $n=3$. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 11).

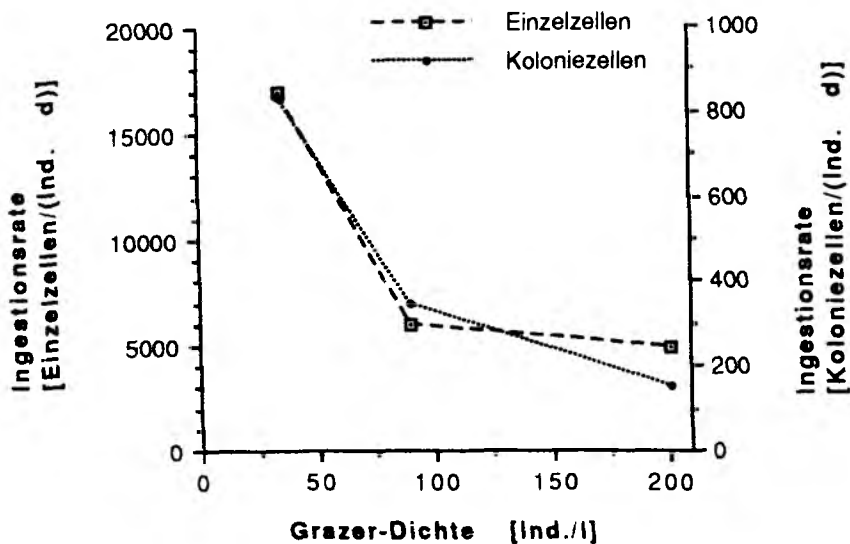


Abb. 13: Ingestionsraten von *Temora* (C 6, Weibchen) an *Phaeocystis* Einzel- und Koloniezellen in Abhängigkeit von der Grazer-Dichte. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 3800 Einzel- u. 40 Koloniezellen/ml; Kultur: 1989, A; Versuchstemperatur: 12°C).

Im Anschluß an den ersten Versuch vom Mai 1988 wurden 120 *Temora* in einem 350 ml fassenden Becherglas mit *Phaeocystis*-Kultur der

Anfangskonzentration 35 µg Chl-a/l $\hat{=}$ 110 000 Einzelzellen/ml bei 15°C Versuchstemperatur 4 Tage lang inkubiert. Danach wurden 30 der Copepoden unter dem Binokular betrachtet. Alle wiesen durch gelblich-grünen Inhalt verfärbte Darmabschnitte auf. Der Boden war mit Kotpillen bedeckt, deren Anzahl auf etwa 8000 geschätzt wurde (ca. 70 pro Copepode). Beide Beobachtungen bestätigen, daß *Temora Phaeocystis* frißt. Die beobachtete Produktion von Kotpillen muß, besonders im Hinblick auf die lange Inkubationsdauer, als Minimum-Schätzung angesehen werden, da ein Teil der produzierten Kotpillen zerfallen (Coprohexie) oder durch die Copepoden erneut gefressen sein kann (Coprophagie).

Am 13. und 21. September 1988 wurden weitere Grazing-Experimente bei niedrigerer Grazer-Dichte und Futterkonzentration durchgeführt, in denen neben freien Einzelzellen auch Kolonien von *Phaeocystis* zum Fraß angeboten wurden. Im ersten Experiment wurde ein Freßversuch mit Naupliusstadien von *Temora* durchgeführt: 2 Ansätze mit kleineren und ein Ansatz mit größeren Stadien an *Phaeocystis* sowie ein weiterer Ansatz mit kleineren Stadien und einer Algenmischung aus *Dunaliella*, *Isochrysis* und *Skeletonema* zum Vergleich. Bei allen Ansätzen mit kleineren Stadien ergaben sich positive Freßraten, aber nur in einem der beiden Ansätze mit *Phaeocystis* war eine deutliche Abnahme im Chlorophyll-a-Gehalt zu verzeichnen (siehe Tab. 7). Für diesen Fall wurden die Zell- und Koloniekonzentrationen ermittelt. Es ergab sich eine 35%ige Reduktion der Konzentration freier Zellen und eine 10%ige Abnahme der Koloniekonzentration. Es fand sich jedoch keine meßbare Abnahme der Konzentration aller kolonialer Zellen, deren Anteil an der Gesamtzellzahl 17% betrug. Dies läßt sich erklären mit der Annahme, daß nur die kleinsten Kolonien gefressen wurden, welche nur wenige Zellen enthalten. Für diese Annahme spricht die Präferenz der Nauplien für die kleinste *Phaeocystis*-Fraktion: die freien Zellen. Die *Temora*-Nauplien fraßen auch von der Kultur mit den Vergleichsalgen und zwar in ähnlichem Umfang wie von der *Phaeocystis*-Kultur.

Tab. 7: Filtrations- und Ingestionsraten von *Temora*-Naupliuslarven (Stadien nicht bestimmt) an *Phaeocystis* und einer Mischkultur aus *Dunaliella*, *Isochrysis* u. *Skeletonema* über 48 Std. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 6800 Einzel- u. 470 Koloniezellen/ml; Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 16°C).

Algen- kultur	Grazer- Dichte n/l	Grazer- Größe	mittlere Konzentration ug Chl-a/l	Filtrations- rate ml/(Ind. d)	Ingestions- rate ng Chl-a/(Ind. d)
<i>Phaeo-</i>	25	groß	6.0	-0.12	-0.7
<i>cystis</i>	109	klein	5.5	0.19	1.1
	127	klein	5.8	0.03	0.2
Misch- kultur	150	klein	7.4	0.09	0.6

In dem zweiten Experiment sollte ein Einblick gewonnen werden, welchen Einfluß die Versuchsdauer, die in den meisten Versuchen 48 Stunden betrug, auf die Versuchsergebnisse haben kann. Dazu wurden jeweils 3 Kontrollen und 3 Grazing-Ansätze nach 24 bzw. 72 Stunden ausgewertet. Der Verlauf der Chlorophyll-a-Konzentrationen zeigt Abb. 14: Wiederum fand Grazing in allen Ansätzen statt. Ebenfalls wurden verfärbte Copepodendärme beobachtet und viele Kotpillen gefunden. Die über einen Zeitraum von 72 Stunden errechneten Ingestionsraten lagen im Mittel nur 21% unter den für 24 Stunden berechneten Raten, obwohl die mittlere Futterkonzentration während des 72stündigen Zeitraums 44% niedriger war (siehe Tab. 8). Der niedrigeren Futterkonzentration wirkten die Copepoden mit höheren Filtrationsraten entgegen und konnten so die Ingestionsrate stabilisieren. Für jeweils einen Grazing-Ansatz nach 24 Std. bzw. nach 72 Std. Inkubationsdauer wurde der Wegfraß an Zellen und Kolonien bestimmt. In den Kontrollen befanden sich etwa die Hälfte der gesamten *Phaeocystis*-Zellen in den Kolonien (Durchmesser: $279 \pm 128 \mu\text{m}$). Es zeigte sich eine deutliche Präferenz der Copepoden für Kolonien. Während der Wegfraß an freien Zellen mit 36% (nach 24 Std.) bzw. 64% (nach 72 Std.) etwa der Chlorophyll-a-Abnahme

entsprach, waren bereits nach 24 Stunden 99% der Kolonien weggefressen.

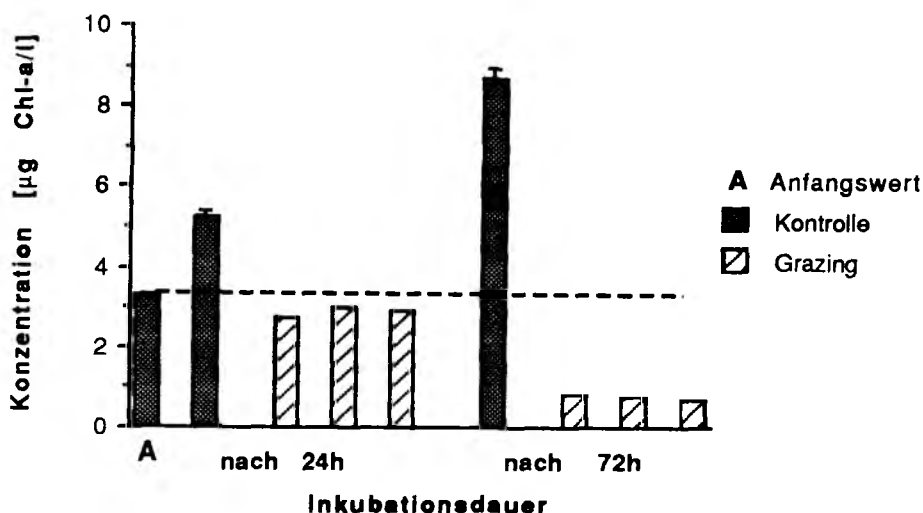


Abb. 14: Chl-a-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Temora longicornis* (ältere Copepoditstadien >280 µm) und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 24 bzw. 72 Std. Inkubation. Mittelwert u. Standardabw. der Kontrollen für n=3. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 4500 Einzel- u. 3100 Koloniezellen/ml; Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 15°C).

Dieses Experiment wurde am 26. September 1989 bei der gleichen Temperatur und annähernd gleicher Grazer-Dichte und Chlorophyll-a-Konzentration wiederholt. Die Konzentration der *Phaeocystis* Zellen war jedoch viel geringer (Kultur B) und der Anteil der Koloniezellen an der Gesamtzellzahl lag höher (66% bei Versuchsbeginn). Parallel zu *Temora* wurde das Freßverhalten von *Calanus helgolandicus* untersucht (siehe Abschnitt 2.2.4.1.5). Die Chlorophyll-a-Konzentrationen wurden zu Beginn sowie nach 24, 48 und 72 Stunden gemessen, die Kolonie- und Zellkonzentrationen zu Beginn sowie nach 48 und 72 Stunden bestimmt. Während in den Kontrollen eine exponentielle Zunahme der Chlorophyll-a-Konzentration mit etwa einer Verdoppelung pro Tag zu verzeichnen war, nahm die Konzentration in den Grazing-Ansätzen auf 26% des Ausgangswertes ab (Abb. 15). Die aus den Chl-a-Messungen ermittelten Filtrationsraten an dieser Kultur (1989, B) lagen etwa doppelt so hoch wie im vorigen Versuch (Kultur: 1988) und nahmen im Versuchsverlauf nicht zu, sondern geringfügig ab, mit einem

Minimum nach 48 Stunden Inkubation. Daraus resultierte eine Abnahme der gemittelten Ingestionsrate mit der Inkubationsdauer (Abb. 16).

Tab. 8: Filtrations- und Ingestionsraten von *Temora* an *Phaeocystis* über 24 bzw. 48 Std. Inkubation. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 14).

Inkuba- tions- dauer	Grazer- Dichte n/l	mittlere Konzentration $\mu\text{g Chl-a/l}$	Filtrations- rate $\text{ml}/(\text{Ind. d})$	Ingestions- rate $\text{ng Chl-a}/(\text{Ind. d})$
24 Std.	97	3.2	5.6	18
	99	3.2	5.7	18
	115	3.0	5.5	17
72 Std.	94	1.7	8.7	15
	104	1.8	7.7	13
	109	1.8	7.0	13

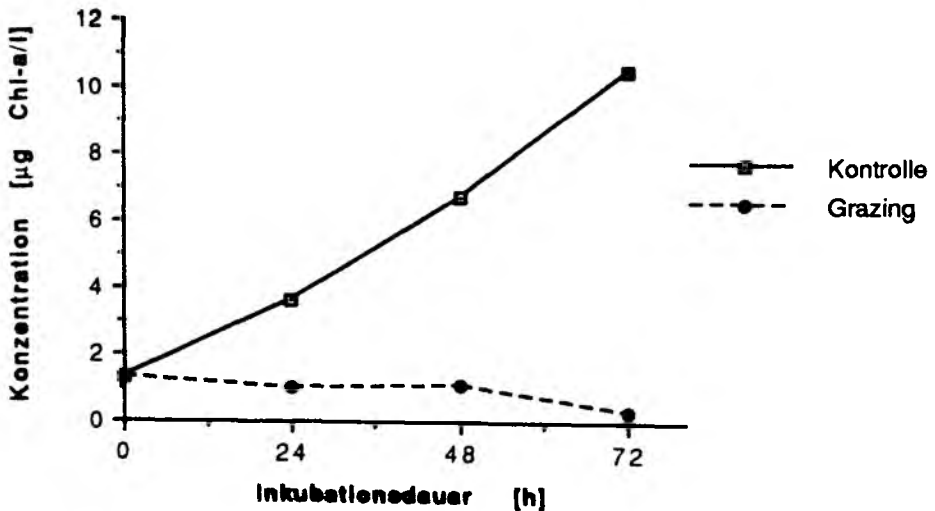


Abb. 15: Chlorophyll-a-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Temora* ($C\ 5.6 \pm 0.1$, $67 \pm 7\%$ Weibchen-Anteil) und *Phaeocystis* während 72 Std. Inkubation. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 430 Einzel-u. 850 Koloniezellen/ml; Kultur: B, 1989; Versuchstemperatur: 10°C).

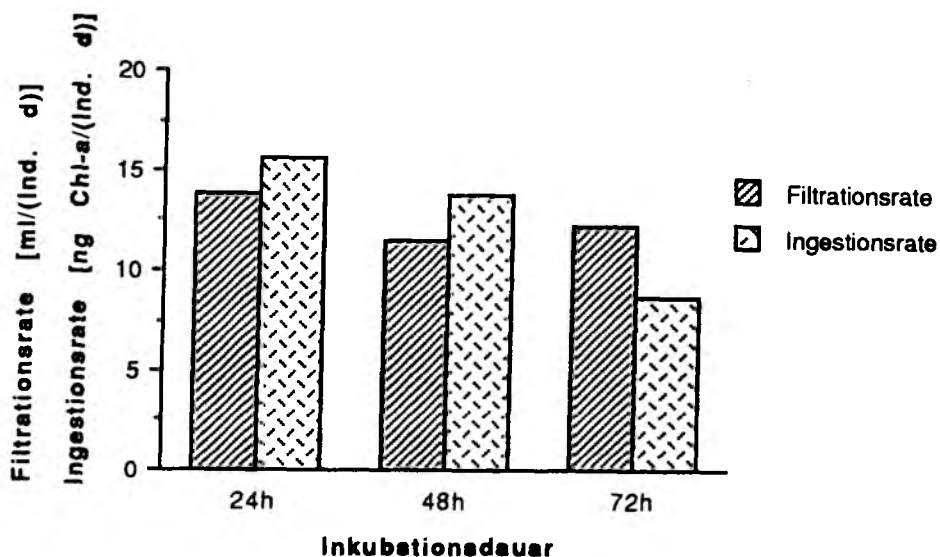


Abb. 16: Filtrations- und Ingestionsraten von *Temora* an *Phaeocystis* über 72 Std. in Abhängigkeit von der Inkubationsdauer (24 Std., 48 Std., 72 Std.). (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 15).

Die zu den 4 Zeitpunkten ermittelten Konzentrationen und Raten erlauben auch eine getrennte Betrachtung der Freßraten für den ersten, zweiten und dritten 24 Stunden-Abschnitt des Versuchs. In der zweiten Periode (24-48 Std.) ergaben sich stark erniedrigte Freßraten, danach nahm die Filtrationsrate jedoch wieder stark zu und erreichte das 1.3fache der ersten Periode (siehe Abb. 17). Die Ingestionsrate stieg ebenfalls wieder an, jedoch, gemäß der reduzierten Futterkonzentration, in geringerem Maße.

In den ersten 48 Stunden fraß *Temora* selektiv an den Kolonien, siehe Abb. 18, deren Konzentration um 89% gegenüber der Kontrolle abnahm (Abnahme der kolonialen Zellkonzentration um 91%). Von den Einzelzellen wurden im Vergleich zur Kontrolle nur ein Anteil von 35% weggefressen. Diese waren im anschließenden Zeitraum hohem Freßdruck ausgesetzt. Die Konzentration der Kolonien blieb konstant, doch nahm deren Zellzahl weiter ab. Die beobachtete niedrige Filtrationsrate während des mittleren Versuchsabschnitts könnte die Umstellung von vorwiegend greifender Ernährungsweise (beim Grazing an Kolonien) auf vorwiegend filtrierende Ernährungsweise (beim Grazing an

Einzelzellen) reflektieren. Dieses Experiment bestätigt das Ergebnis von vorausgegangenen Experimenten: *Temora* frißt sowohl von freien Einzelzellen als auch von den Kolonien von *Phaeocystis* im gesamten angebotenen Größenbereich, welche sie gegenüber den Einzelzellen bevorzugen.

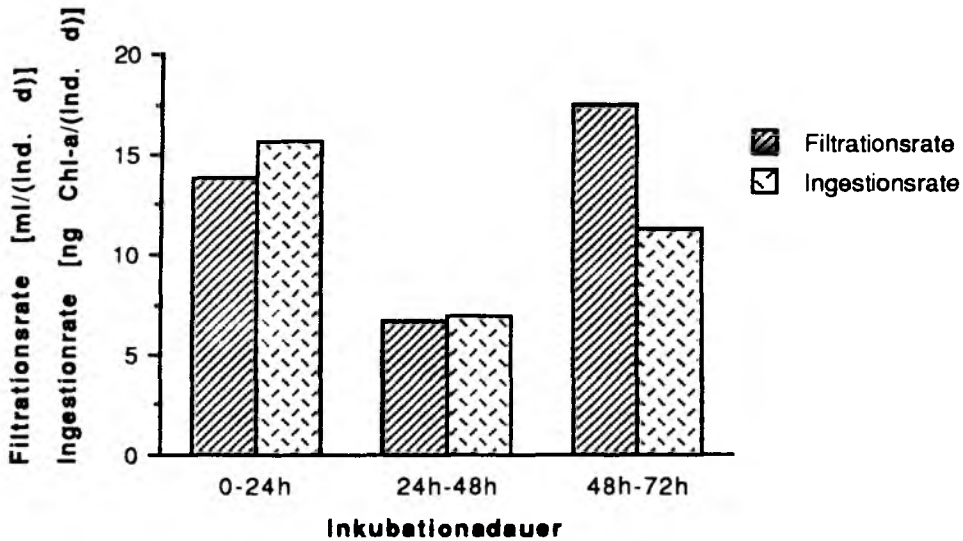


Abb. 17: Filtrations- und Ingestionsraten von *Temora* an *Phaeocystis* während 72 Std. Inkubation für die Zeitabschnitte 0-24, 24-48 u. 48-72 Std. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 15).

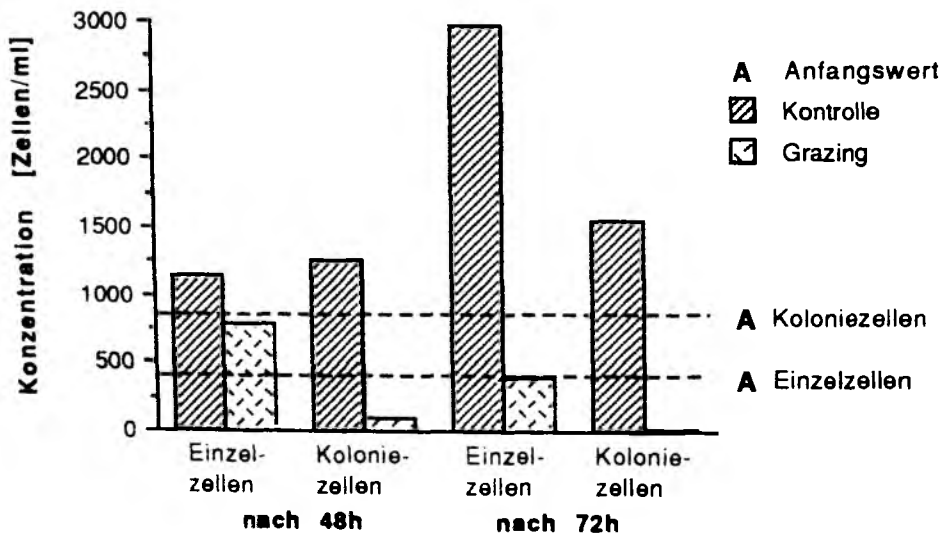


Abb. 18: Konzentrationen von Einzel- u. Koloniezellen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Temora* und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A, t=0h), sowie nach 48 Std. u. 72 Std. Inkubation. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 15)

Die übrigen 1989 durchgeführten Experimente sollten die Abhängigkeit des Grazing an *Phaeocystis* Einzelzellen und Kolonien vom Entwicklungsstadium und Geschlecht von *Temora* näher beleuchten. Dabei wurden unterschiedliche Mischungen der verschiedenen Stadien beider Geschlechter verwendet (siehe Material und Methoden, Abschnitt 2.1.5). Für jeden Versuchsansatz ist das arithmetische Mittel von Entwicklungsstadium und Geschlechterverhältnis (prozentualer Anteil der Weibchen) der verwendeten Copepoditen angegeben; so bedeutet die Angabe "C 5.8" eine Mischung von 20% C 5 und 80% C 6 Copepoditen im betreffenden Grazing-Ansatz.

Zunächst wurde verschiedenen Entwicklungsstadien von *Temora* von etwa gleichem Weibchen-Anteil und bei etwa gleicher Dichte eine niedrige Konzentration von *Phaeocystis*-Einzelzellen angeboten. Die *Phaeocystis*-Kultur zeigte kein Wachstum während des Versuchs ($k=-0.13/d$). Der Wegfraß an Einzelzellen nahm mit steigendem Reifegrad der Copepoditen ab (siehe Abb. 19).

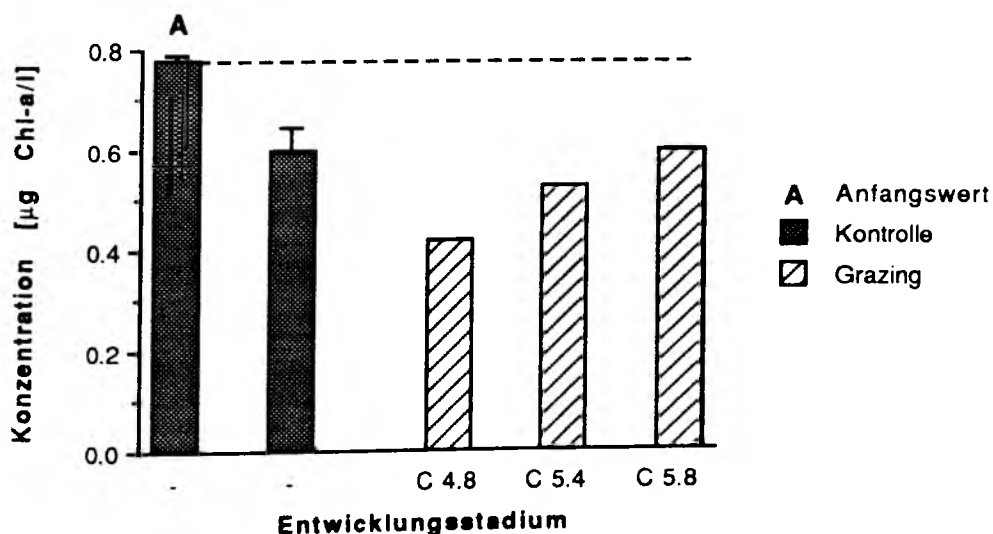


Abb. 19: Chl-*a*-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Temora* (Grazer-Dichte 161 ± 16 Ind./l) unterschiedlicher Stadienzusammensetzung (Weibchen-Anteil $40 \pm 6\%$) zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Inkubation. Mittelwert u. Standardabw. der Kontrollen für $n=3$. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 3000 Einzelzellen pro ml; Kultur A, 1989; Versuchstemperatur: 10°C).

In den folgenden Versuchen wurde eine Mischung aus Einzelzellen und Kolonien in höherer Konzentration und Copepoden in geringerer Dichte verwendet. In der Annahme, daß die spezifische Freßrate von der Konzentration der Grazer-Biomasse in den Versuchsflaschen abhängt (also vom Produkt aus Copepoden-Dichte und spezifischem Copepodengewicht), wurde in Ansätzen mit älteren Copepoditstadien geringere Copepodendichten als in Ansätzen mit jüngeren Stadien verwendet. Der maximale Unterschied der verwendeten Dichten von 2:1 entspricht etwa dem Gewichtsverhältnis der Stadien C 6 und C 5 (Klein Breteler et al. 1982), so daß in den Ansätzen eines Versuchs mit etwa gleichen Copepoden-Biomassen gearbeitet wurde.

In zwei Versuchen mit zwei verschiedenen *Phaeocystis*-Kulturen (A und B, siehe Abschnitt 2.1.5) zeigte sich eine deutlich höhere Freßaktivität der älteren Copepoditen im Vergleich zu den jüngeren: 2.5fach höhere Filtrationsrate bzw. 2.4fach höhere Ingestionsrate bei der Kultur A und 3.7fach höhere Filtrationsrate bzw. 2.6fach höhere Ingestionsrate bei der Kultur B (siehe Abb. 20). In beiden Experimenten enthielten die Ansätze mit älteren Copepoditstadien jedoch auch einen höheren Anteil an Weibchen, welche schwerer als Männchen sind und vermutlich auch mehr fressen. Diese Tatsache könnte für einen Teil der pro Experiment gefundenen Unterschiede verantwortlich sein. Der Versuch mit der Kultur A fand bei einer Temperatur von 15°C, der mit der Kultur B bei 10°C statt. Trotz der niedrigeren Futterkonzentration und der niedrigeren Temperatur lagen die für die Kultur B gefundenen Freßraten über den für die Kultur A gefundenen Raten.

In einem weiteren Experiment mit der Kultur B bei 15°C wurde der Unterschied zwischen der Freßaktivität von Männchen und Weibchen bei gleicher Stadienzusammensetzung (C 5.8) untersucht. Die Futterkonzentration und Grazer-Dichten entsprachen etwa den Bedingungen im letzten Versuch mit der Kultur B. Die maximal gemessene Filtrations- und Ingestionsrate lag höher als die im vorigen Versuch (Kultur B) bei 10°C gemessenen Raten (siehe Abb. 21). Auch zeigt sich, daß bei gleicher Versuchstemperatur (10°C) die Freßraten an der Kultur B höher waren, als an der Kultur A.

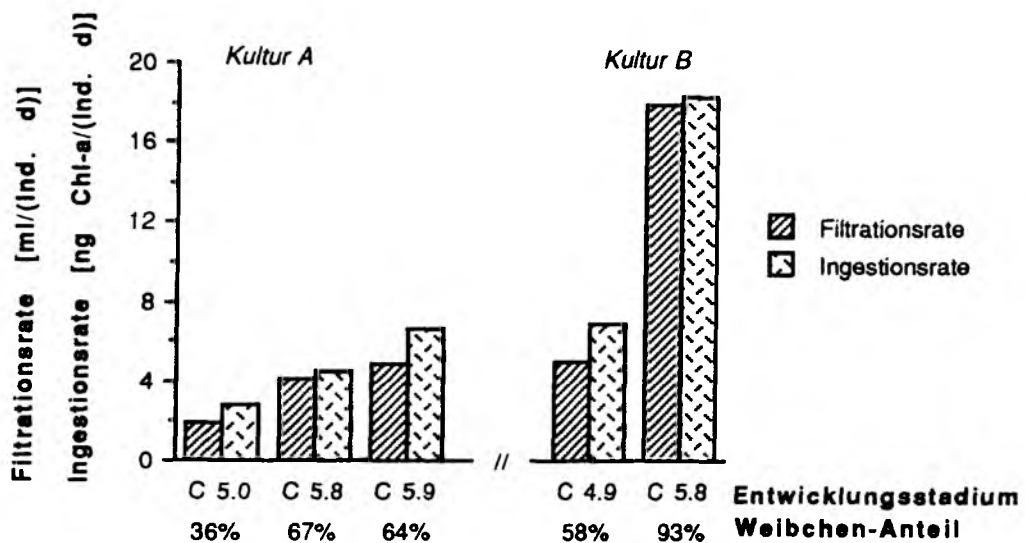


Abb. 20: Filtrations- und Ingestionsraten von *Temora* von unterschiedlicher Stadienzusammensetzung u. Weibchen-Anteil an zwei verschiedenen *Phaeocystis*-Kulturen über 48 Std. (zwei Experimente). (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: Kultur A: 3300 Einzel- u. 200 Koloniezellen/ml, Kultur B: 1200 Einzel- u. 900 Koloniezellen/ml; Versuchstemperatur: 15°C bzw. 10°C).

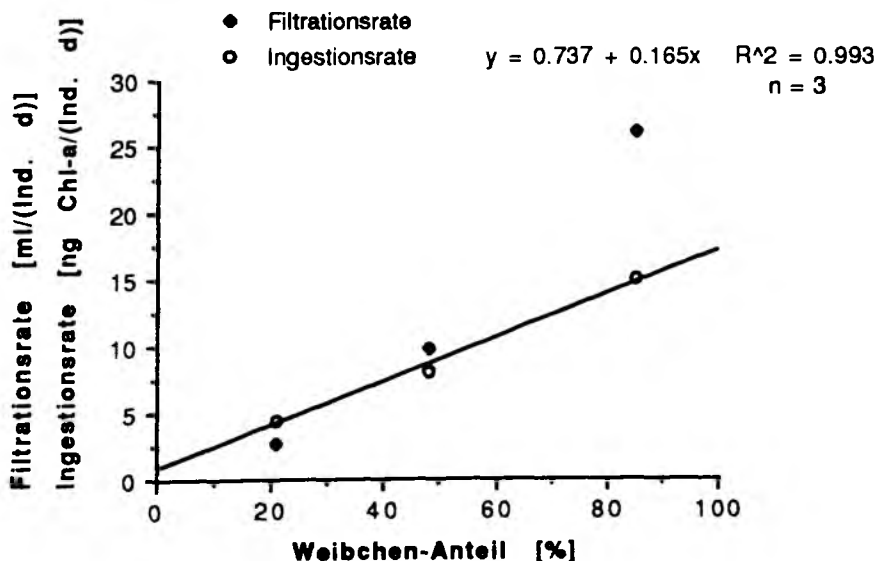


Abb. 21: Filtrations- und Ingestionsraten von *Temora* (C 5.8) an *Phaeocystis* über 48 Std. in Abhängigkeit vom Geschlechter-Verhältnis. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 1200 Einzel- u. 680 Koloniezellen/ml; Kultur B, 1989; Versuchstemperatur: 15°C).

Es zeigte sich eine deutliche Abhängigkeit der Freßraten vom Weibchen-Anteil. Vergleicht man die in diesem Versuch gefundenen Unterschiede in den Ingestionsraten mit denen des vorhergehenden Versuchs mit der Kultur B (Abb. 20), so zeigt sich, daß etwa die Hälfte der dort festgestellten Unterschiede zwischen den beiden Grazing-Ansätzen dem verschiedenen Weibchen-Anteil zugeschrieben werden kann, während sich die andere Hälfte durch Unterschiede in der Stadienzusammensetzung erklären ließe.

Zwischen der Ingestionsrate und dem Mischungsverhältnis der unterschiedlich fressenden Männchen und Weibchen kann ein linearer Zusammenhang angenommen werden. Eine Extrapolation der im letzten Versuch gefundenen Raten (siehe Abb. 21) auf 0% bzw. 100% Weibchen-Anteil ergibt eine 23fach höhere Ingestionsrate der Weibchen gegenüber den Männchen, deren Grazing in diesem Versuch minimal wäre (0.7 ng Chl-a/(Ind. d)).

Ein weiterer Unterschied fand sich im Ausmaß der Nutzung von Kolonien als Futterquelle. Im Ansatz mit überwiegend Männchen betrug der Anteil der Koloniezellen 19% der insgesamt gefressenen Zellen, wohingegen im Ansatz mit vorwiegend Weibchen 44% der gefressenen Zellen aus Kolonien stammten. Ebenfalls zeigte sich ein Unterschied in bezug auf die gefressene Koloniegröße. Den Wegfraß in den einzelnen Größenfraktionen zeigt Abb. 22. In den durch Weibchen dominierten Ansätzen blieben nur kleine Kolonien von 0-100 µm Durchmesser übrig, wohingegen sich der mittlere Koloniedurchmesser in den Ansätzen mit geringem Weibchen-Anteil nur wenig von den Kontrollen unterschied. Hier zeigt sich eine Bevorzugung der größeren Kolonien durch *Temora* -Weibchen.

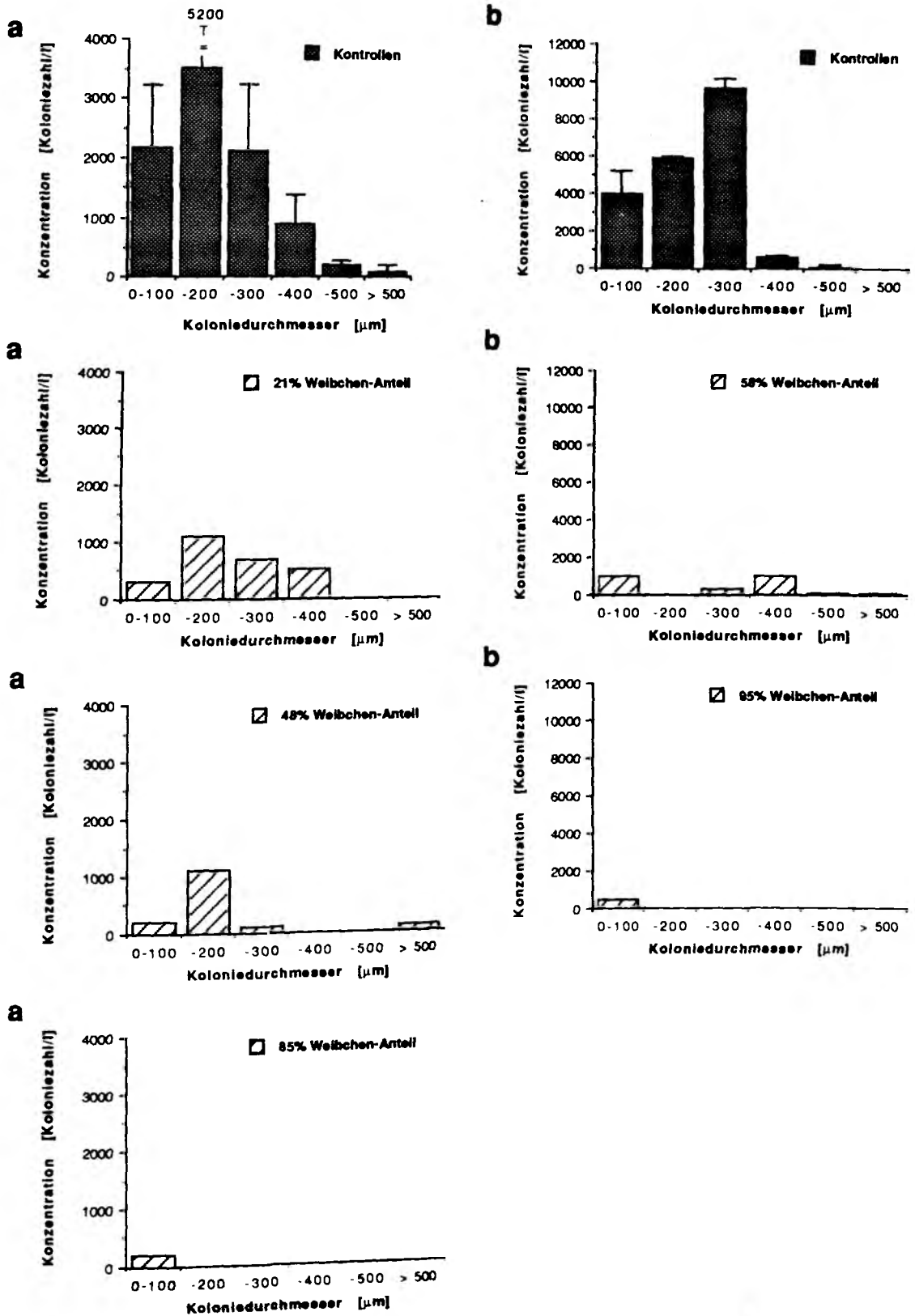


Abb. 22: Koloniegrößenverteilung in Kontroll- und Grazing-Ansätzen aus zwei Experimenten (a und b) mit *Temora* und *Phaeocystis* in Abhängigkeit vom Weibchen-Anteil. Mittelwerte und Standardabw. für die einzelnen Größenfraktionen der Kontrollen für n=6 (a) bzw n=2 (b); (Versuchsbedingungen (a): siehe Abb. 21; (b): siehe Abb. 20, Kultur 1989: B).

2.2.4.1.3 *Centropages hamatus*

In den zwischen Mitte April und Mitte August 1989 genommenen Proben stellte *Centropages* die am dritthäufigsten vertretene Copepodengattung dar. Die für die Versuche verwendeten Individuen gehörten sämtlich zur Art *C. hamatus*.

In einem ersten Versuch am 14. Juni 1988 wurden *Centropages* in verschiedener Dichte Einzelzellen von *Phaeocystis* zum Fraß angeboten. In drei von vier Grazing-Ansätzen ergab sich eine Reduktion des Chl-a-Gehalts gegenüber den Kontrollen, welche im Ansatz mit der geringsten Grazer-Dichte am stärksten war (siehe Abb. 24). Die Freßraten, siehe Abb. 25, lagen in der gleichen Größenordnung wie die für *Temora* ermittelten Raten. Darmverfärbungen zeigten sich nur bei einigen Copepoden, und es fanden sich keine Kotpillen.

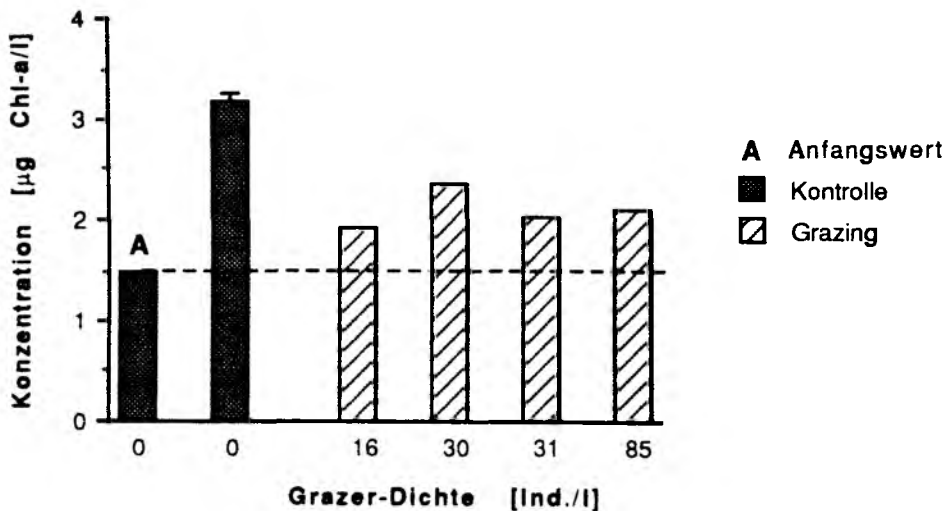


Abb. 23: Chl-a-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Centropages hamatus* (ältere Copepoditstadien >280 µm) und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 24 Std. Inkubation. Mittelwert u. Standardabw. der Kontrolle für n=3. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 5300 Einzelzellen/ml; Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 12°C).

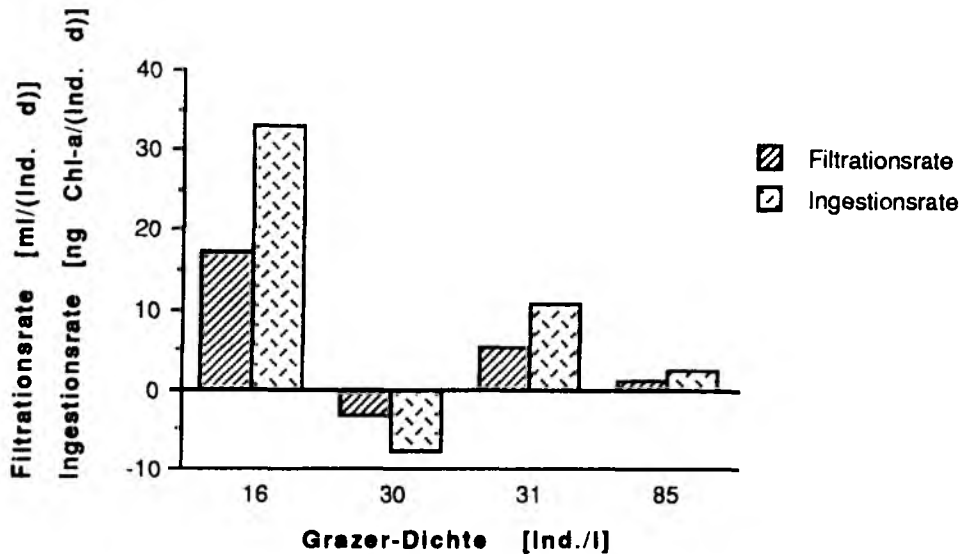


Abb. 24: Filtrations- und Ingestionsraten von *Centropages* verschiedener Dichte an *Phaeocystis*. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 23).

Dieses Experiment wurde anschließend bei 14°C und einer Inkubationsdauer von 48 Stunden wiederholt. Die *Phaeocystis*-Kultur enthielt 4500 Einzel- und 250 Koloniezellen/ml, und zum Vergleich wurde auch eine Mischkultur von *Dunaliella* und *Isochrysis* angeboten. Die Chlorophyll-*a*-Messungen ergaben nur im Falle der hohen Grazer-Dichte von 89 Ind./l und *Phaeocystis* einen meßbaren Wegfraß, doch war die Konzentrationsabnahme von 7% gegenüber der Kontrolle sehr gering. Ein ähnliches Ergebnis fand sich in einem bei 15°C am 29. September durchgeführten Experiment mit einer Anfangskonzentration von 6000 Einzel- und 600 Koloniezellen von *Phaeocystis*. In den Ansätzen mit Grazer-Dichten zwischen 14 und 36 Ind./l ergaben sich 0-15% höhere Chl-*a*-Konzentrationen und in den zwei Ansätzen mit hoher Dichte (68 Ind./l) geringe Abnahmen in der Konzentration von 8% und 13% gegenüber den Kontrollen. Auch fanden sich Kotpillen und Copepoden mit verfärbten Därmen in den Ansätzen. Für das vorige Experiment liegen außerdem Zell- und Koloniezählungen vor, bei welchen sich im Gegensatz zu den Chlorophyll-Bestimmungen bei allen drei Ansätzen Konzentrationsabnahmen, also Grazing, zeigte (siehe Abb. 25). Auch wurden in allen Ansätzen Kotpillen gefunden.

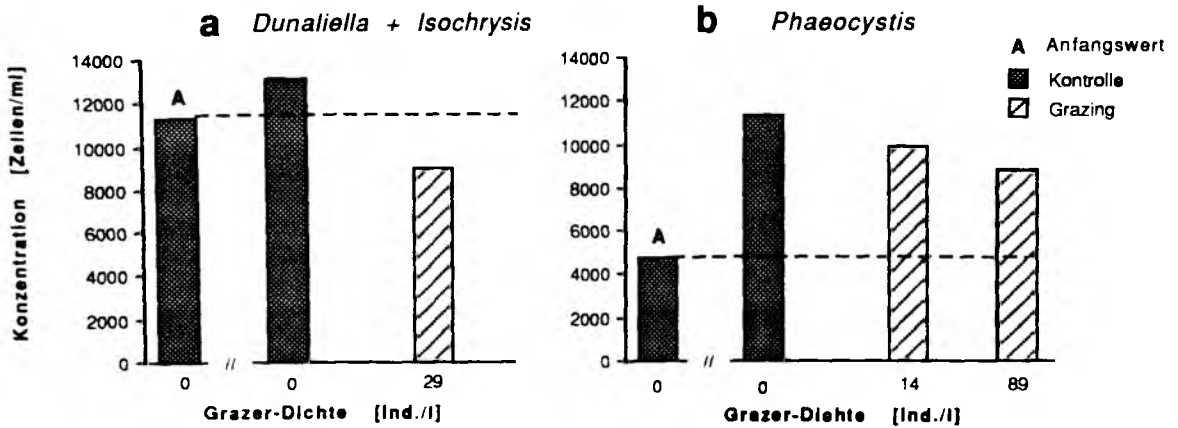


Abb. 25: Zellkonzentrationen in Kontroll- u. Grazing-Ansätzen mit *Centropages* (ältere Copepoditstadien >280 µm) an *Phaeocystis* (a) und einer Mischkultur aus *Dunaliella* u. *Isochrysis* (b) zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Inkubation. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 4500 Einzel- u. 250 Koloniezellen/ml, Kultur: 1988; Versuchstemperatur 14°C).

Ein Vergleich der Filtrationsraten zeigt die starke Bevorzugung der Kolonien gegenüber den Einzelzellen von *Phaeocystis*, für welche die Filtrationsrate, trotz geringerer Grazer-Dichte und Futterkonzentration, unter der für die *Isochrysis-Dunaliella*-Kultur bestimmten Rate lag (Abb. 26). Obwohl der Anteil der Koloniezellen an der Gesamtzellkonzentration zu Beginn des Experiments nur 5% ausmachte und im Mittel in den Grazing-Ansätzen lediglich etwa 2%, betrug deren Anteil an den insgesamt weggefahrenen Zellen 24% und 17%.

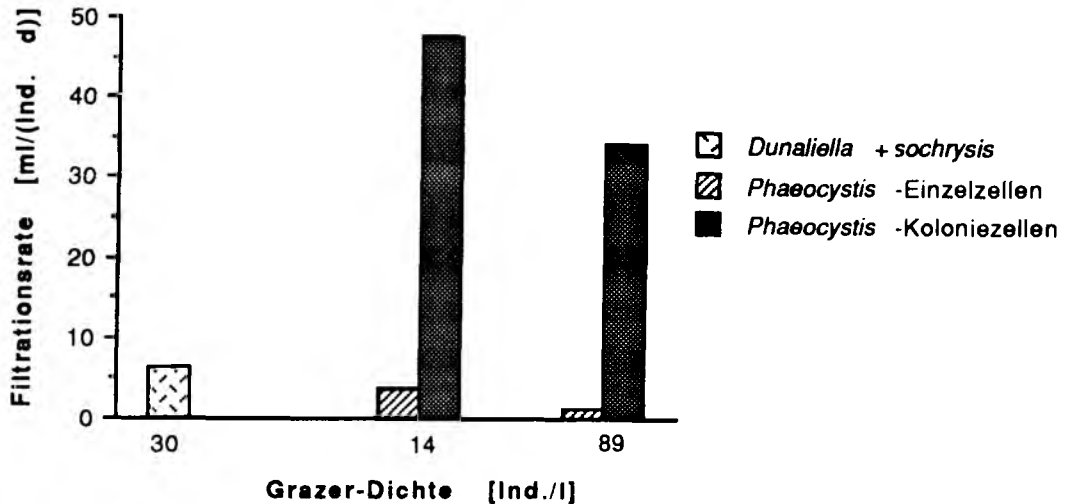


Abb. 26: Filtrations- und Ingestionsraten von *Centropages* an *Phaeocystis* und einer Mischkultur aus *Dunaliella* u. *Isochrysis*. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 25).

Im Anschluß an dieses Experiment wurde noch ein weiteres Experiment mit 6 Ansätzen etwa gleicher Dichte von *Centropages* und *Phaeocystis* durchgeführt. Drei Grazing- und Kontroll-Ansätzen wurde 6 µmol Ammoniumkarbonat-Lösung pro Liter *Phaeocystis*-Kultur zugefügt, um dessen Auswirkung auf die Wachstumsrate der Algen und das Grazing-Resultat zu testen (für genauere Erläuterung siehe Abschnitt 2.2.4.1.1). In allen Ansätzen mit *Centropages* fand sich eine Reduktion der Chl-*a*-Konzentration gegenüber den Kontrollen (siehe Abb. 27). Im Vergleich zu den Kontrollansätzen ohne Zusatz war die Wachstumsrate in den Ansätzen mit Ammoniumkarbonat im Mittel 22% höher. Die Annahme einer generellen Wachstumsstimulation durch Mesozooplankton von etwa dieser Größe würde die Messungen von negativem Grazing erklären. In den Grazing-Ansätzen mit zugefügtem Ammoniumkarbonat streuten die Filtrations- und Ingestionsraten stark. Gemittelt ergab sich eine um 3% niedrigere Filtrationsrate und eine nur geringfügig höhere Ingestionsrate (9.4%) gegenüber den Ansätzen ohne Zusatz von Ammoniumkarbonat (siehe Abb. 28).

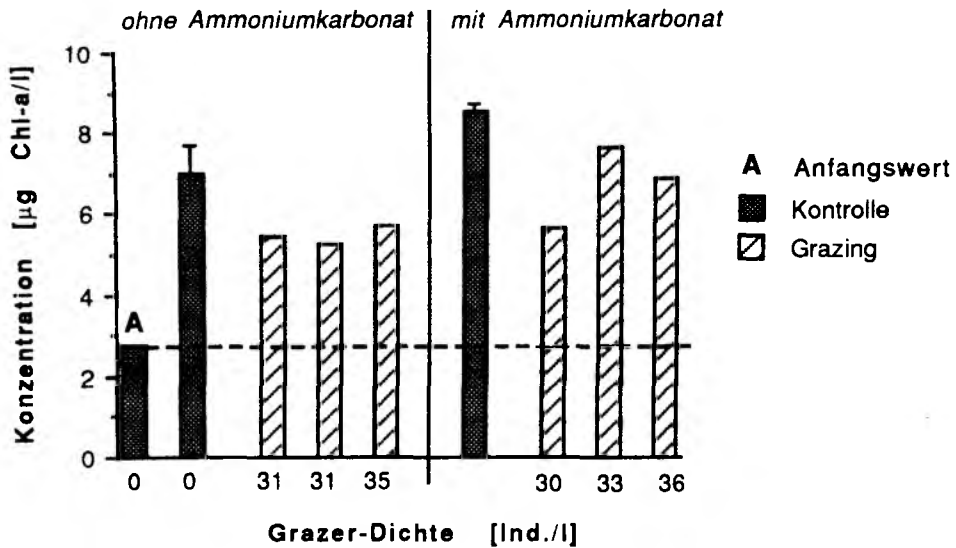


Abb. 27: Chl-*a*-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Centropages hamatus* (ältere Copepoditstadien >280 µm) und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Inkubation mit und ohne Zugabe von 6 µmol Ammoniumkarbonat pro Liter. Mittelwert u. Standardabw. der Kontrollen für n=3. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 10 500 Einzel-u. 160 Koloniezellen/ml; Kultur: 1988; Versuchstemperatur: 15°C).

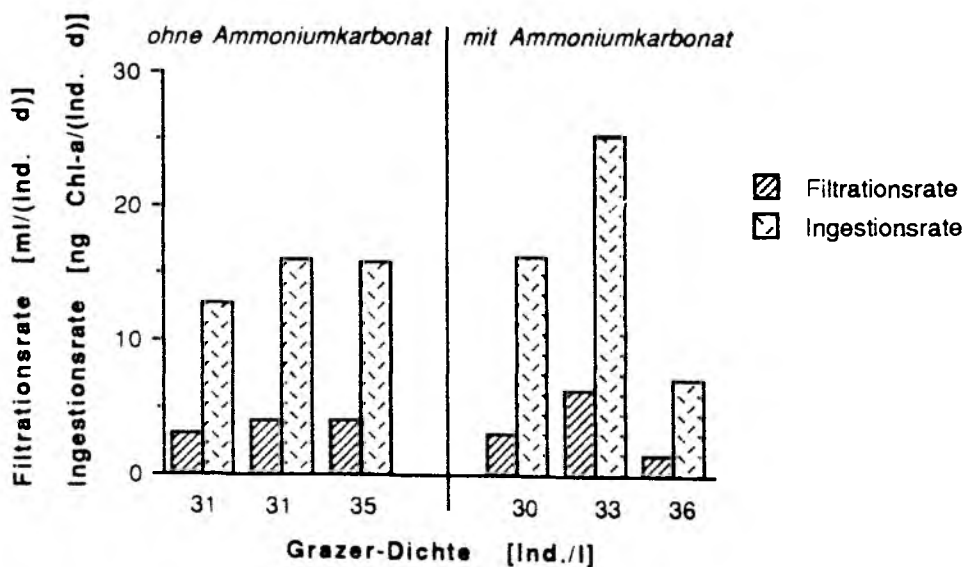


Abb. 28: Filtrations- und Ingestionsraten von *Centropages* an *Phaeocystis* in Abhängigkeit von Ammoniumkarbonat-Zugabe. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 27).

Da die Wirkung von Ammoniumkarbonat auf das Freßverhalten der Grazer unsicher erschien, wurde auf eine generelle Zugabe von Ammoniumkarbonat zu Kontroll- und Grazing-Ansätzen verzichtet. Im Falle der Ansätze ohne Zusatz wurden ebenfalls die Konzentrationen der freien und kolonialen Zellen bestimmt. Auch in diesem Versuch zeigte sich, daß bevorzugt Kolonien gefressen wurden, doch streuten die Ingestionsraten stark (siehe Abb. 29). Es ergab sich ein mittlerer täglicher Wegfraß von $68\,000 \pm 17\,000$ Einzelzellen und 2500 ± 1200 Koloniezellen pro Copepode. Der Anteil der gefressenen Koloniezellen lag mit durchschnittlich 3.5% deutlich höher als der Anteil der anwesenden Koloniezellen zu Beginn des Experiments (1.5%) oder während des Experiments (Mittelwert in den Grazing-Ansätzen: 0.9%).



Abb. 29: Ingestionsraten für Einzelzellen und Kolonien von *Phaeocystis* durch *Centropages* (ohne Ammoniumkarbonat-Zusatz).
(Versuchsbedingungen: siehe Abb. 27).

Im Jahr 1989 wurden zwei Freßversuche mit *Centropages* und der Kultur A durchgeführt. Am 24. Juni wurde bei 12°C zwei Ansätzen mit Copepoden (48 Ind./l, 76 Ind./l) vorwiegend Einzelzellen angeboten (3800 Einzel- und 40 Koloniezellen/ml). In beiden Fällen ergab sich kein Grazing, hingegen 13% und 21% höhere Chlorophyll-*a*-Konzentrationen gegenüber den Kontrollen. Auch in einem zweiten Experiment (25. Juli) bei höherer Temperatur (15°C) und höherem Kolonieanteil (2100 Einzel- und 220 Koloniezellen)

bei dem Nitrat und Phosphat entsprechend den Konzentrationen im f/2-Medium (Guillard & Ryther 1962) zugesetzt wurden, ergaben sich vorwiegend negative Freßraten. Nur bei der geringsten Grazer-Dichte von 47 Ind./l war ein schwaches Grazing meßbar (Filtrationsrate: 2.2 ml/(Ind. d). Bei den anderen vier Ansätzen mit Grazer-Dichten zwischen 59 und 163 Ind./l ergaben sich im Vergleich zu den Kontrollen 0-22% höhere Chlorophyll-a-Konzentrationen.

Im Gegensatz zu den Versuchen mit der Kultur A ergab sich in einem Versuch mit der Kultur B (1. Oktober) in beiden Test-Ansätzen mit *Centropages* ein deutlicher Wegfraß. Die Chl-a-Messungen ergaben für den Ansatz mit 42 Ind./l eine Filtrationsrate von 11.2 ml und für den Ansatz mit 75 Ind./l eine Rate von 9.0 ml je Copepode und Tag. Die Zählung von Einzel- und Koloniezellen ergab ebenfalls einen deutlichen Wegfraß sowie eine Bevorzugung der Kolonien (siehe Abb. 30).

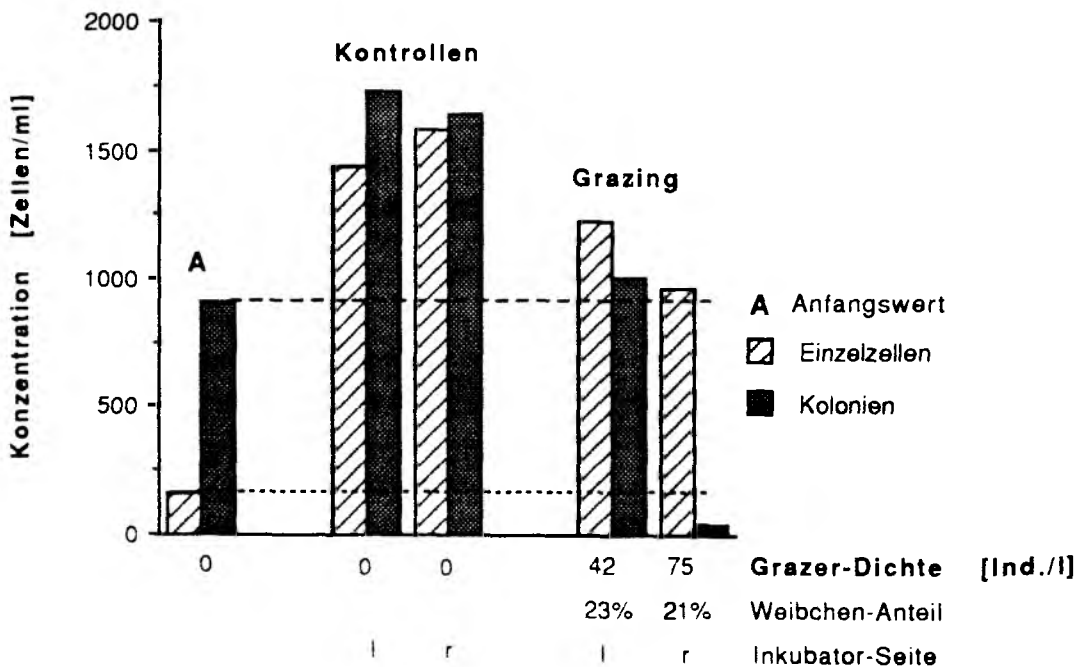


Abb. 30: Zellkonzentrationen in Kontroll- u. Grazing-Ansätzen mit *Centropages* (C 5.6±0.2) an *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Inkubation (untereinander vergleichbar sind jeweils Ansätze von der linken bzw. rechten Seite des Inkubators). (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 1200 Einzel- u. 900 Koloniezellen/ml, Kultur: B, 1989; Versuchstemperatur 10°C).

Die kolonialen Zellen stellten auch den größten Teil an den insgesamt gefressenen Zellen: Im Ansatz mit geringerer Grazer-Dichte wurden pro Copepode täglich 2100 Einzel- und 6200 Koloniezellen, im Ansatz mit höherer Grazer-Dichte 3400 Einzel- und 6600 Koloniezellen gefressen. Im ersten Falle betrug der mittlere Durchmesser der übriggebliebenen Kolonien $163 \pm 111 \mu\text{m}$ ($n = 127$), was etwa dem Durchmesser in den Kontrollen entsprach ($177 \pm 73 \mu\text{m}$, $n=432$). Im Ansatz mit höherer Grazer-Dichte wurden überwiegend die größeren Kolonien gefressen: Der mittlere Koloniedurchmesser der übriggebliebenen Kolonien lag hier bei $44 \pm 61 \mu\text{m}$ ($n=33$).

2.2.4.1.4 *Pseudocalanus elongatus*

In den Planktonfängen traten Copepoden der Gattungen *Pseudocalanus* und *Paracalanus* nur in geringen Dichten auf, doch gehört *Pseudocalanus* generell zu den häufigsten Copepoden in der Nordsee (Fransz et al. 1991). Die hier getestete Art *P. elongatus* ist eine der bestandsbildenden Copepodenarten, auch in den Küstengewässern wie z.B. dem niederländischen und deutschen Wattenmeer (Fransz 1976, Martens 1980).

Pseudocalanus wurde zunächst in zwei Experimenten am 4. und 10. August 1988 in je einem Versuchsansatz bei etwa gleicher Grazer-Dichte (29 bzw. 28 Ind./l) mitgetestet. Im ersten Versuch betrug die Algenkonzentration zu Beginn $1.7 \mu\text{g Chl-}a/l$ (Zellkonzentrationen liegen nicht vor) und die Versuchstemperatur 15°C . Im zweiten Versuch lag die Versuchstemperatur bei 17°C und die Algenkonzentration betrug $2.5 \mu\text{g Chl-}a/l$, entsprechend 8600 Einzel- und 14 Koloniezellen/ml, nahm jedoch in den Kontrollen im Versuchsverlauf auf $0.9 \pm 0.3 \mu\text{g Chl-}a/l$ ab. Während im ersten Versuch kein Grazing sondern eine Stimulation des Algenwachstums meßbar war, ergab sich im zweiten Experiment ein starker Wegfraß von 55% gegenüber den Kontrollen. Letzteres Resultat wird jedoch wegen der starken Konzentrationsabnahme in den Kontrollen und dem Fehlen paralleler Grazing-Ansätze als unsicher angesehen.

Deshalb wurde am 24. August ein umfangreicheres Experiment mit Versuchsansätzen verschiedener Grazer-Dichten und *Phaeocystis* durchgeführt. Ein Ansatz mit einer Mischkultur gleicher Chl-a-Konzentration ($3.2 \mu\text{g Chl-a/l}$) von *Dunaliella* und *Isochrysis* diente zur Vergleich mit dem Grazing an *Phaeocystis*. Im Ansatz mit der Vergleichskultur sowie in beiden Ansätzen höherer Grazer-Dichte mit *Phaeocystis* ergab sich ein Wegfraß an Chlorophyll-a (siehe Abb. 31). Trotz gleicher Futterkonzentration waren die Freßraten an *Phaeocystis* jedoch nur halb so groß wie die an der Vergleichskultur (siehe Abb. 32).

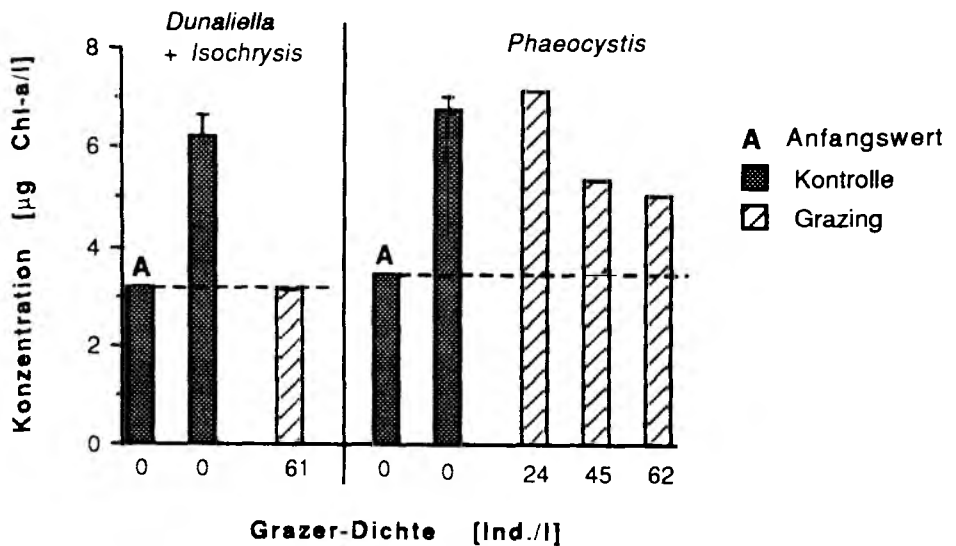


Abb. 31: Chl-a-Konzentrationen in Kontroll- u. Grazing-Ansätzen mit *Pseudocalanus elongatus* verschiedener Dichte (ältere Copepoditstadien $>280 \mu\text{m}$) an *Phaeocystis* (P) und einer Mischkultur (M) aus *Dunaliella* u. *Isochrysis* zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Inkubation. Mittelwert u. Standardabw. für $n=3$ (P), $n=2$ (M). (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 5700 Einzel- u. 210 Koloniezellen/ml, Kultur: 1988, Versuchstemperatur 17°C).

Die aus den Zellzählungen ermittelten Filtrationsraten ergaben eine gute Übereinstimmung mit dem Chlorophyll-a-Wegfraß und lagen mit täglich 3.0 bzw. 3.1 ml/Ind. um 16% höher als die über Chl-a-Messungen ermittelten Raten. Es ergab sich ein täglicher Wegfraß von 27 000 bzw. 26 000 Einzelzellen pro Copepode. Noch stärker wurden die Kolonien gefressen, deren Zahl sich gegenüber den Kontrollen in beiden Fällen um 81% verminderte, was einer

maximalen täglichen Ingestion von 49 Kolonien pro Copepode entspricht. Bei der Konzentration von Koloniezellen fand sich keine Abnahme, da sich in beiden Grazing-Ansätzen unter den 26 gezählten Kolonien einige besonders große fanden, was zufällig bedingt sein kann.

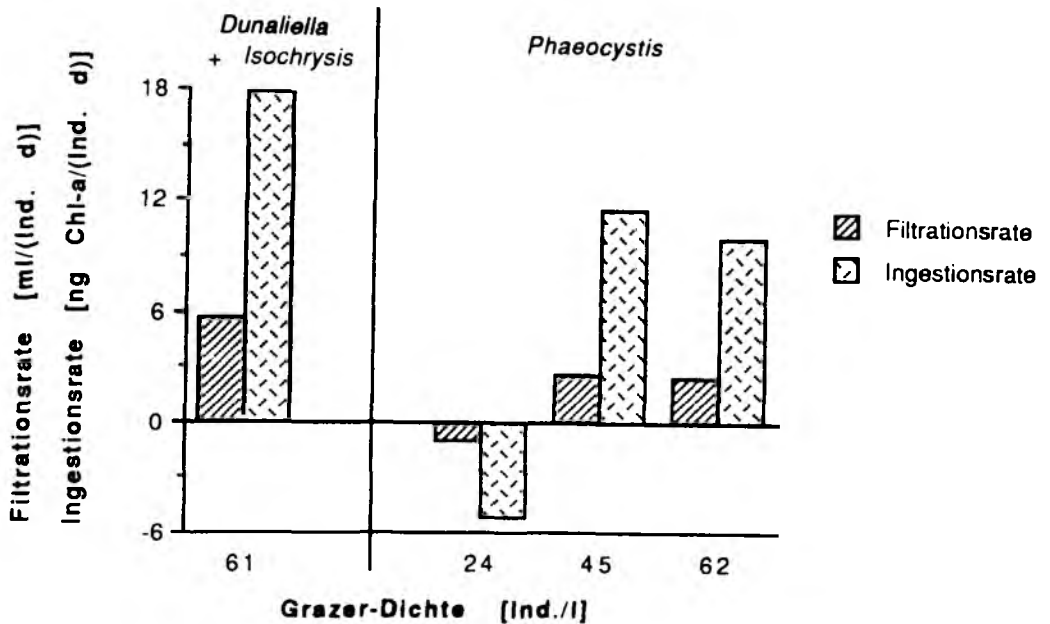


Abb. 32: Filtrations- und Ingestionsraten bei verschiedenen Grazer-Dichten von *Pseudocalanus* an *Phaeocystis* und einer Mischkultur aus *Dunaliella* u. *Isochrysis* während 48 Std. Inkubation. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 31).

2.2.4.1.5 *Calanus helgolandicus*

Calanus helgolandicus ist im Vergleich zu allen bisher beschriebenen Copepoden wesentlich größer. Dieser trat im Spätsommer und Herbst zahlreich im Helgoländer Plankton auf. Obwohl im südlichen Teil der Nordsee recht verbreitet, ist *C. helgolandicus* in den küstennahen Gewässern selten (Fransz et al. 1991) und wird deshalb als letzte der Copepodenarten behandelt.

Am 9. Juli und am 24. August 1988 wurde je ein Freßexperiment mit *Phaeocystis* verschiedener Qualität durchgeführt. Im ersten Experiment wurde in zwei parallelen Grazing-Ansätzen mit je 3

Copepoden (entsprechend 10 Ind./l) freie Einzelzellen von *Phaeocystis* angeboten ($1.9 \mu\text{g Chl-}a/l \hat{=} 7900 \text{ Zellen/ml}$), die Versuchstemperatur betrug 15°C . In beiden Fällen ergab sich ein starker Wegfraß mit Abnahmen der Chl-*a*-Konzentration von 57% und 67% gegenüber den Kontrollen. Der Filtrationsrate von $45 \pm 6 \text{ ml pro Copepod pro Tag}$, entsprach ein täglicher Wegfraß von $65 \pm 5 \mu\text{g Chl-}a$ bzw. $220\,000 \pm 11\,000 \text{ Zellen pro Copepod}$.

Im zweiten Experiment wurden zusätzlich Kolonien angeboten (8 Kolonien/ml), deren Zellzahl zu Beginn des Experiments 4% der gesamten Zellzahl ausmachte. Eine Mischkultur aus *Dunaliella* und *Isochrysis* diente zum Vergleich der Freßaktivität an *Phaeocystis*. Auch hier fraß *Calanus* in beiden Ansätzen von der *Phaeocystis*-Kultur, während kein Grazing an der Vergleichskultur auftrat (Abb. 33).

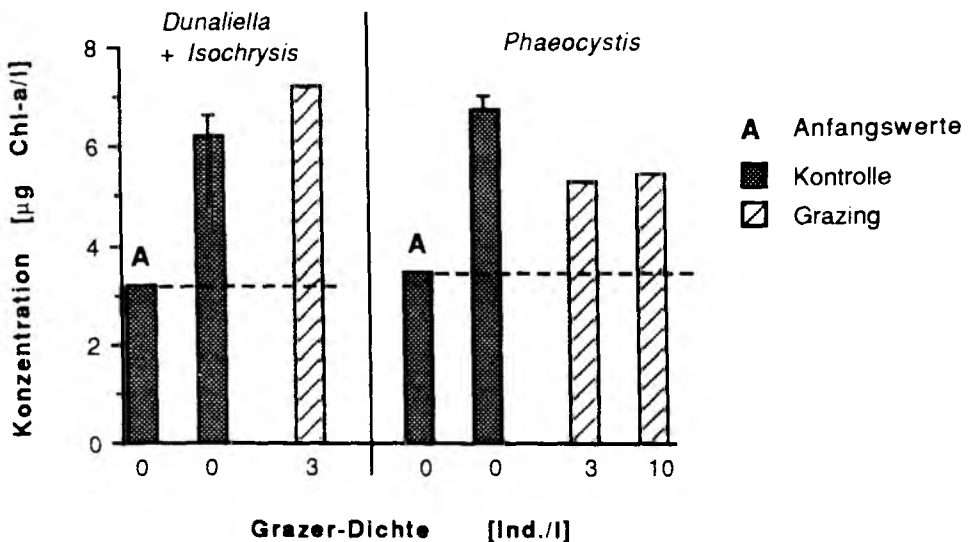


Abb. 33: Chl-*a*-Konzentrationen in Kontroll- u. Grazing-Ansätzen mit *Calanus helgolandicus* (ältere Copepoditstadien $>280 \mu\text{m}$) an *Phaeocystis* (P) und einer Mischkultur aus *Dunaliella* u. *Isochrysis* (M) zu Versuchsbeginn (A) und nach 48 Std. Inkubation. Mittelwert u. Standardabw. für $n=3$ (P), $n=2$ (M). (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 5700 Einzel- u. 210 Koloniezellen/ml, Kultur: 1988, Versuchstemperatur 17°C).

Die Filtrations- und Ingestionsrate waren im Ansatz mit geringerer Grazer-Dichte dreieinhalbfach höher gegenüber dem

Ansatz mit höherer Dichte (siehe Tab. 9). In beiden Versuchen fand sich eine Präferenz für die Kolonien, welche im ersten Versuch um $81 \pm 7\%$ im zweiten um $76 \pm 26\%$ dezimiert wurden.

Tab. 9: Filtrations- und Ingestionsraten von *Calanus* an *Phaeocystis* sowie an einer Mischkultur von *Dunaliella* u. *Isochrysis* während 48 Std. Inkubation. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 33).

Algen- kultur	Grazer- Dichte n/l	mittlere Konzentration $\mu\text{g Chl-a/l}$	Filtrations- rate ml/(Ind. d)	Ingestions- rate ng Chl-a/(Ind. d)
<i>Phaeo-</i>	3.5	4.3	36.4	156
<i>cystis</i>	10.4	4.4	10.3	45
Misch- kultur	3.5	4.9	-21.0	-103

Im Jahr 1989 wurden weitere Experimente zur Freßaktivität von *Calanus* an *Phaeocystis*-Kulturen verschiedener Quantität und Qualität durchgeführt. Zunächst werden die Experimente mit der Kultur A beschrieben. In einem ersten Experiment am 1. August wurde eine Kultur geringer Dichte ($0.26 \mu\text{g Chl-a/l}$) *Calanus* zum Fraß angeboten. Dieses Experiment fand versuchsweise im Dunkeln statt, um mögliche Wachstumsstimulation der Algen durch die Copepoden zu minimieren. Dieses Vorgehen hatte Einfluß auf die Qualität der Algen, die während des Experiments nicht weiter wuchsen und deren Chlorophyll-a sich zu Phaeopigmenten abbaute. Auch an dieser Kultur war in allen Copepoden-Ansätzen mit verschiedener Zusammensetzung von Entwicklungsstadien und Geschlechterverhältnissen Grazing festzustellen (siehe Abb. 34).

Ungeachtet der verschiedenen Zusammensetzung ergab sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen den Freßraten und der Dichte der Grazer. Wie für *Temora* wird auch hier ein nicht-linearer Zusammenhang zwischen Filtrationsrate und Grazer-Dichte vorgeschlagen, welcher die beste Näherung an die gemessenen Werte ergab ($r^2=0.93$, $n=4$).

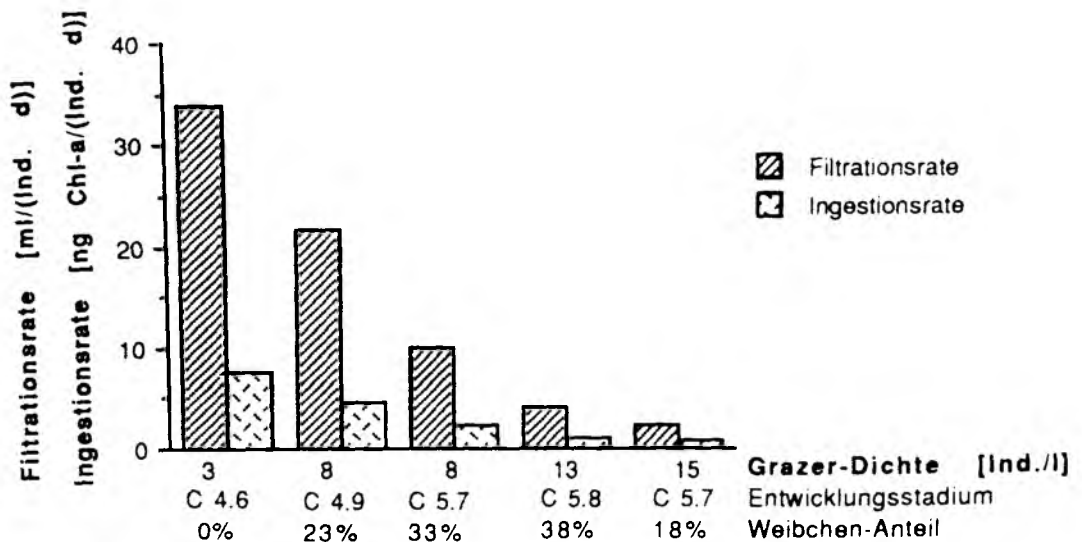


Abb. 34: Filtrations- und Ingestionsraten von *Pseudocalanus* verschiedener Grazer-Dichte und Zusammensetzung an *Phaeocystis* während 48 Std. Inkubation. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 1400 Einzel- u. 90 Koloniezellen/ml, Kultur: A, 1989, Versuchstemperatur 15°C.

Die Ansätze mit 8 bzw. 13 Copepoden pro Liter unterschieden sich nur wenig in ihrer Zusammensetzung, doch die Filtrationsleistung der Copepoden lag im zweiten Fall um 60% niedriger. Zumindest im Falle der ersten 3 Ansätze kann der Effekt zunehmender Dichte auch durch eine Zunahme im Reifegrad sowie im Weibchen-Anteil (und damit der Größe) der Copepoden beeinflusst sein.

Anschließend wurde ein ähnliches Experiment mit vorwiegend weiblichen Copepoden bei gleicher Temperatur, jedoch höherer Futterkonzentration und höheren Grazer-Dichten durchgeführt. Auch unter diesen Bedingungen ergaben sich Filtrationsraten in etwa gleicher Höhe und mit ähnlichem Trend wie im vorigen Versuch, mit einem Maximum bei der geringsten Grazer-Dichte. Bei den Ansätzen mittlerer Dichte (21 Ind./l) zeigten die älteren Entwicklungsstadien die größere Freßaktivität, deren Filtrations- und Ingestionsrate doppelt so hoch war (siehe Abb. 35).

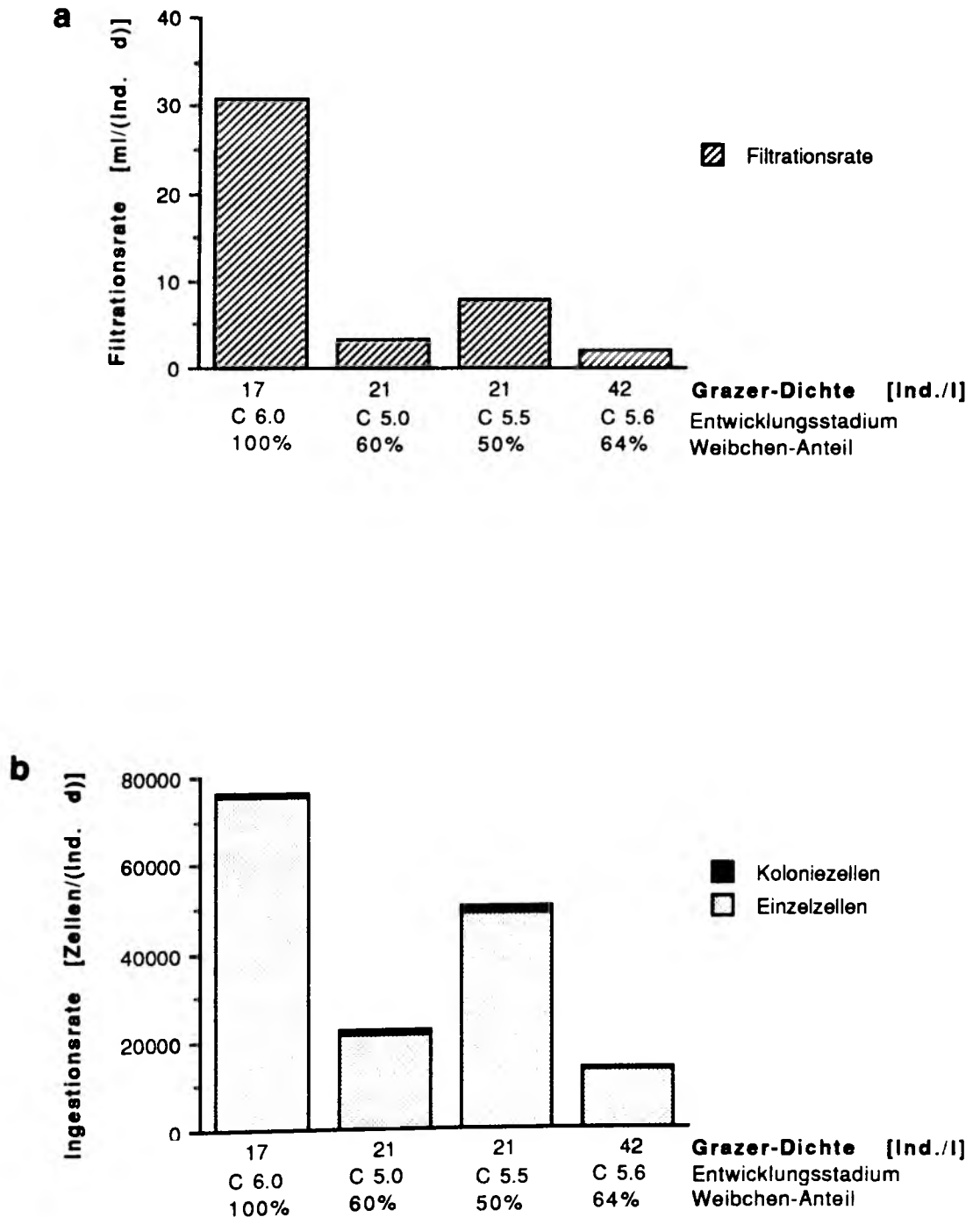


Abb. 35: Filtrations- (a) und Ingestionsraten (b) (basierend auf Zellkonzentrationen) von *Calanus* an *Phaeocystis* während 48 Std. Inkubation in Abhängigkeit von der Grazer-Dichte. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 6900 Einzel- u. 60 Koloniezellen/ml, Kultur: A, 1989, Versuchstemperatur 15°C).

In zwei weiteren Versuchen mit der Kultur A wurden 3 Parallelen mit *Calanus* von geringer Dichte und gleichem Weibchen-Anteil bei zwei verschiedenen Temperaturen inkubiert. Wie in der Abb. 36a zu sehen, filtrierte die adulten Copepoden bei 15°C (C 6.0) pro Tag 2.9 mal mehr als bei 12°C und 1.3 mal mehr als im Ansatz mit subadulten Copepoden (C 5.5). Der letztgenannte Unterschied findet sich auch in der pro Tag gefressenen Zellzahl wieder (siehe Abb. 36b), doch ist der Unterschied zwischen den Ansätzen mit verschiedenen Temperaturen geringerer (2.2:1).

Wie auch bei dem im vorigen Absatz beschriebenen Versuch war hier der Anteil der Koloniezellen an den insgesamt gefressenen Zellen höher, als es deren Anteil an der totalen Zellkonzentration im angebotenen Futter entsprach. Die Präferenz für Kolonien ist hier, wo deren Anteil am Futterangebot größer ist, noch deutlicher zu sehen. Mit aufgenommen in die Abbildung 36 ist ein Ansatz mit adulten Weibchen aus einem Versuch mit vergleichbarem Futterangebot (3800 Einzelzellen + 250 Koloniezellen/ml), für den der Wegfraß von Zellen aus dem mittleren Chl-a-Gehalt pro Zelle (zu Beginn sowie am Ende des Versuchs) und aus dem Wegfraß an Chl-a berechnet wurde. Erwartungsgemäß zeigt sich bei der höheren Grazer-Dichte eine vergleichsweise niedrigere Filtrations- und Ingestionsrate. Dieser Ansatz läßt sich gut mit dem Ansatz niedrigster Grazer-Dichte im vorigen Absatz vergleichen (Abb. 35), in welchem ebenfalls adulte Weibchen in etwa gleicher Dichte verwendet wurden, jedoch bei 1.8fach höherer *Phaeocystis*-Konzentration.

Ferner wurden noch zwei Freßexperimente mit *Calanus* und der Kultur B am 8. und am 26. September 1989 durchgeführt: ein erstes Experiment mit verschiedenen Grazer-Dichten zum Vergleich mit der Kultur A sowie ein zweites Experiment, in welchem der Einfluß der Versuchsdauer auf die gemessene Grazing-Aktivität untersucht wurde. In beiden Experimenten war der Anteil der Koloniezellen im angebotenen Futter hoch (32% bzw. 66% der gesamten *Phaeocystis*-Zellkonzentration).

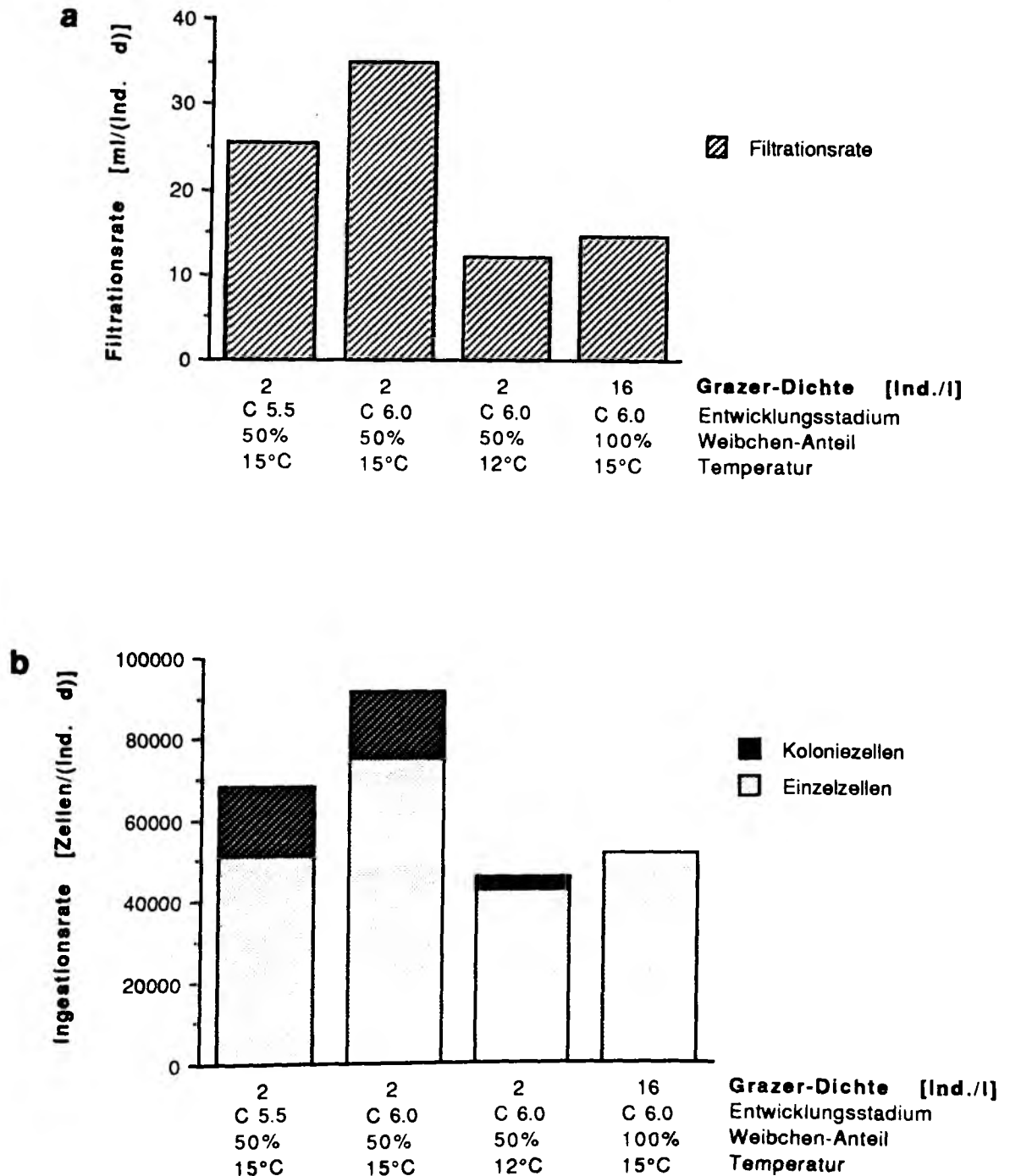


Abb. 36: Filtrations- (a) und Ingestionsraten (b) (basierend auf Zellkonzentrationen) von *Calanus* an *Phaeocystis* während 48 Std. Inkubation in Abhängigkeit von der Grazer-Dichte. (*Phaeocystis*-Konzentrationen zu Versuchsbeginn: 3800/3300 Einzel- u. 40/200 Koloniezellen/ml, Kultur: A, 1989, Versuchstemperatur 12°C u. 15°C).

Im ersten Experiment zeigte sich wieder eine Abnahme der Freßaktivität mit der Grazer-Dichte, doch lassen sich aufgrund der Unterschiede in der Zusammensetzung nur 3 Ansätze gut miteinander vergleichen: die beiden Ansätze mit dem mittleren Entwicklungsstadium C 5.8 bezüglich der unterschiedlichen Grazer-Dichte und die beiden Ansätze von 14 Ind./l bezüglich des unterschiedlichen Weibchen-Anteils (siehe Abb. 37).

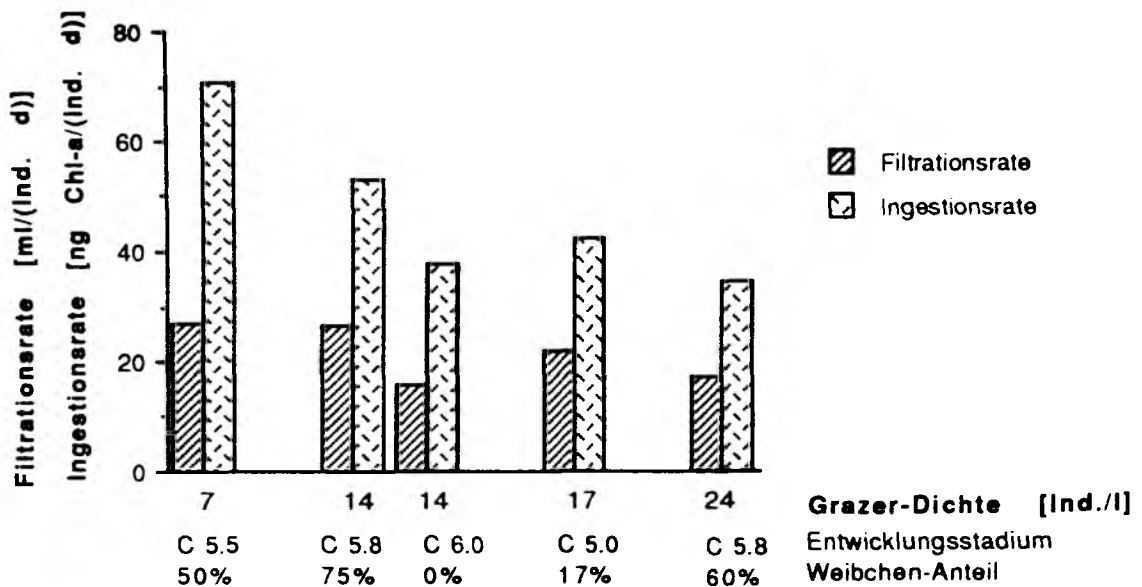


Abb. 37: Filtrations- und Ingestionsraten von *Calanus* verschiedener Grazer-Dichte und Zusammensetzung an *Phaeocystis* während 48 Std. Inkubation. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 2800 Einzel- u. 1300 Koloniezellen/ml, Kultur: B, 1989, Versuchstemperatur 15°C).

Im Vergleich der beiden C 5.8-Ansätze liegt die Filtrationsrate bei der höheren Grazer-Dichte um 36% niedriger als bei geringerer Grazer-Dichte. Die Filtrationsrate der Männchen liegt um 41% niedriger gegenüber dem Ansatz mit 75% Weibchen-Anteil. Bei einer Extrapolation dieses Unterschiedes auf 100% Weibchen-Anteil würde man für den Ansatz (C 5.8, 14 Ind./l) eine Filtrationsrate von 30.3 ml/(Ind. d) erwarten, und das Verhältnis bezüglich der Filtrationsrate von Weibchen und Männchen würde 1.9:1 betragen. Vergleicht man diese Filtrationsrate mit der bei ähnlicher Futterkonzentration und Grazer-Dichte (C 6.0, 16 Ind./l) für die Kultur A gewonnene Rate von 14.8 ml/(Ind. d) (siehe Abb. 36) so

zeigt sich auch hier wieder eine deutlich höhere Freßaktivität an der Kultur von der Qualität B.

Im zweiten Versuch mit der Kultur B wurde parallel zu *Calanus* das Verhalten von *Temora longicornis* getestet. Die Versuchsbedingungen sowie die Ergebnisse für *Temora* sind im Abschnitt 2.2.3.1.2 beschrieben. Die zeitliche Änderung der Chl-a-Konzentration in den Kontroll- und Grazing-Ansätzen (siehe Abb. 38) zeigte einen ähnlichen Verlauf wie im Versuch mit *Temora* (siehe Abb. 15), doch ergab sich keine Abnahme der Ingestionsrate mit zunehmender Versuchsdauer (Abb. 39). Die Filtrationsrate war bei einer Inkubationsdauer von 72 Stunden am höchsten; in diesem Zeitraum war die mittlere Futterkonzentration am geringsten.

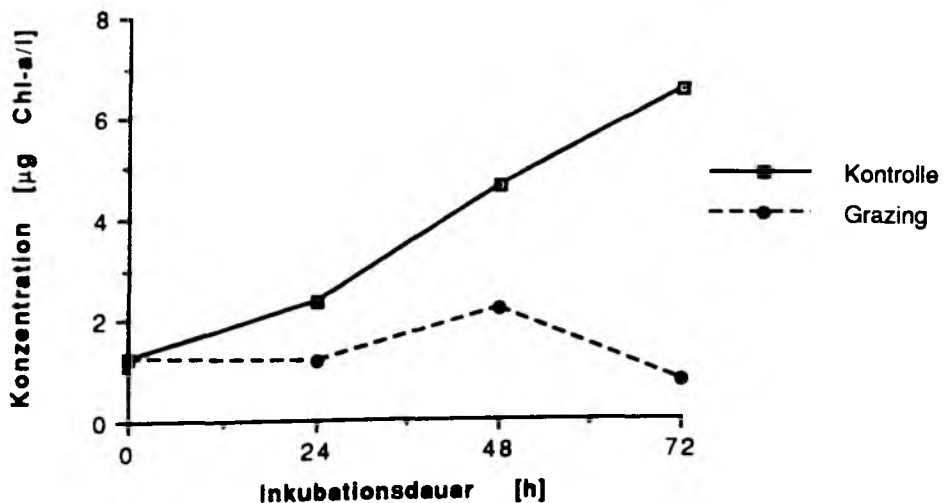


Abb. 38: Chlorophyll-a-Konzentrationen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Calanus* ($C\ 6.0 \pm 0$, $22 \pm 16\%$ Weibchen-Anteil, 7 Ind./l) und *Phaeocystis* während 72 Std. Inkubation. (*Phaeocystis*-Konzentration zu Versuchsbeginn: 430 Einzel-u. 850 Koloniezellen/ml; Kultur: B, 1989; Versuchstemperatur: 10°C).

Aus den Zellzählungen ergab sich eine starke Reduzierung sowohl der Einzelzellen als auch der Koloniezellen, für welche der Unterschied zur Kontrolle größer als für die Einzelzellen war (siehe Abb. 40).

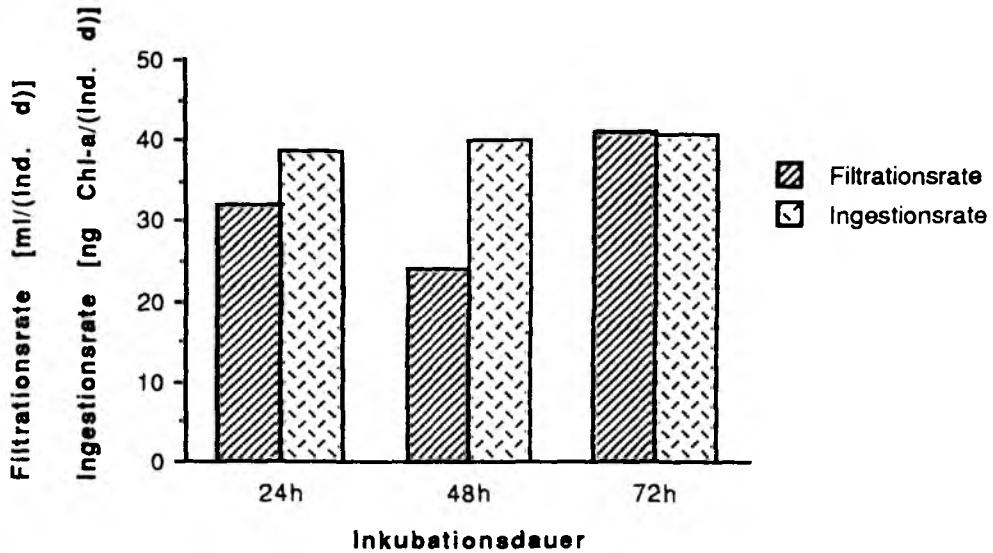


Abb. 39: Filtrations- und Ingestionsraten von *Calanus* an *Phaeocystis* über 72 Std. in Abhängigkeit von der Inkubationsdauer (24 Std., 48 Std., 72 Std.). (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 38).

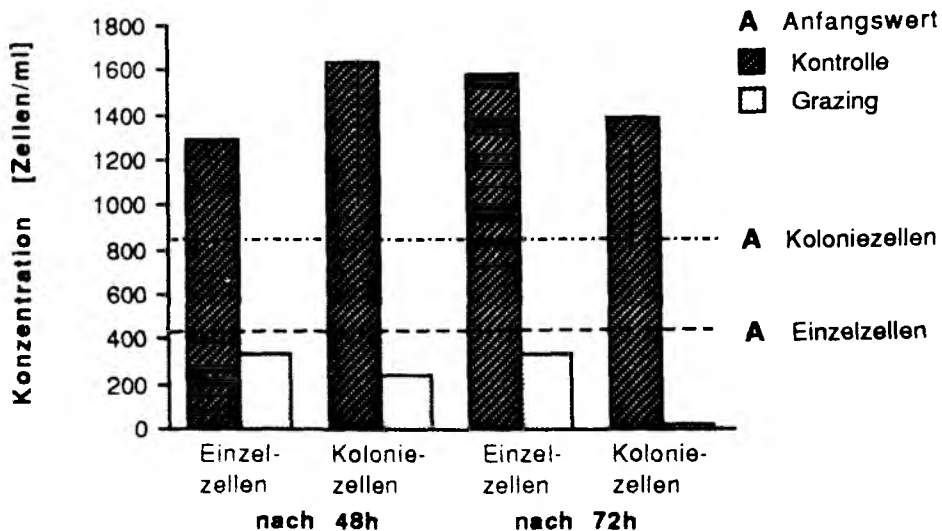


Abb. 40: Konzentrationen von Einzel- u. Koloniezellen in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Calanus* und *Phaeocystis* zu Versuchsbeginn (A, t=0h), sowie nach 48 Std. u. 72 Std. Inkubation. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 38).

Die getrennte Betrachtung der einzelnen Zeitabschnitte zeigte, wie im Experiment mit *Temora* ein Minimum der Freßaktivität im mittleren Zeitabschnitt. Auf eine genauere Analyse für die einzelnen Zeitabschnitte wird hier jedoch verzichtet, da bei nur zwei Copepoden pro Grazing-Ansatz (289 ml) abweichendes Freßverhalten bereits eines Copepoden zu Fehlinterpretationen führen kann.

Ein Vergleich der Koloniegrößenverteilung in den Kontroll- und Grazing-Ansätzen der beiden mit der Kultur B durchgeführten Experimente zeigt, daß *Calanus* bevorzugt an den größeren Kolonien gefressen hat (siehe Abb. 41). Diese Selektivität war bei den zwei Grazing-Ansätzen mit nur Männchen weniger ausgeprägt als bei 4 der 5 Ansätze mit Weibchen, welche lediglich kleine Kolonien von 0-200 µm Durchmesser übrig ließen.

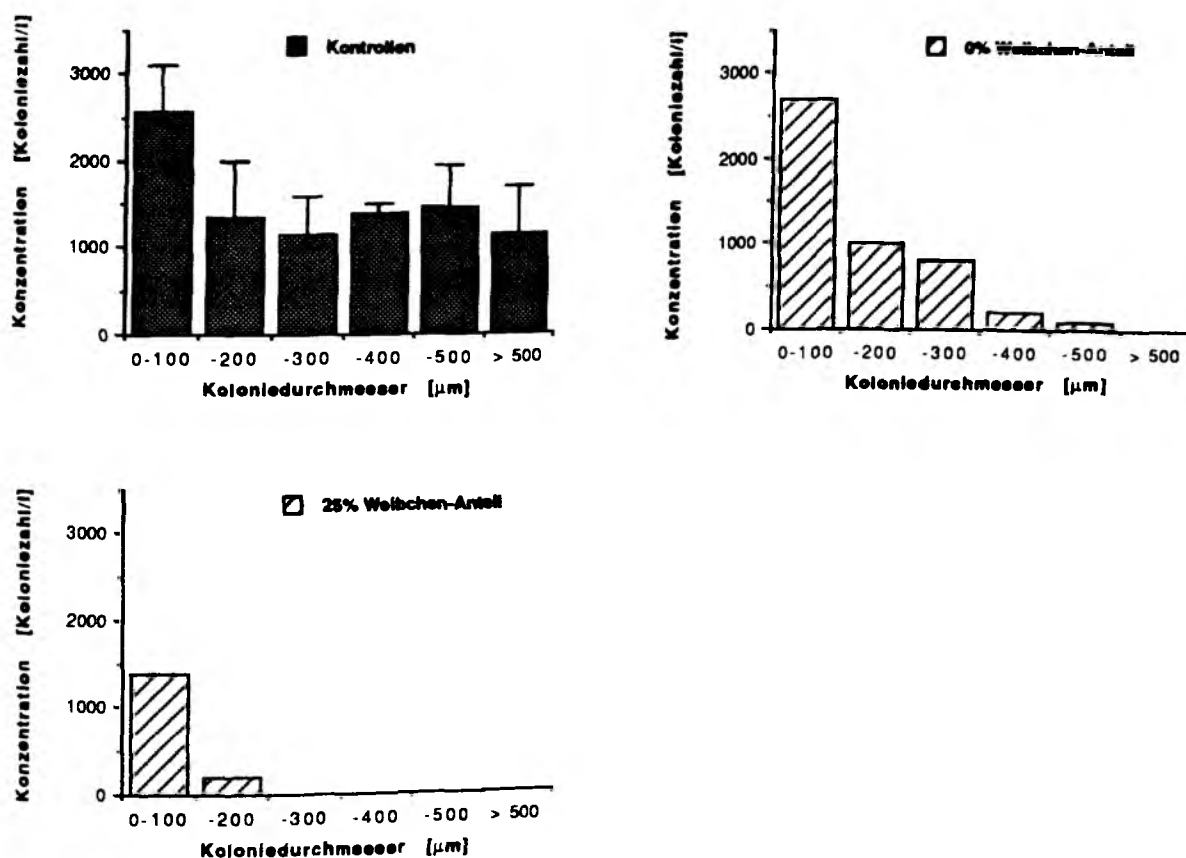


Abb. 41a: Koloniegrößenverteilung in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Calanus* und *Phaeocystis* in Abhängigkeit vom Weibchen-Anteil. Mittelwerte u. Standardabw. für die einzelnen Größenfraktionen der Kontrollen für n=2 (b). (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 38).

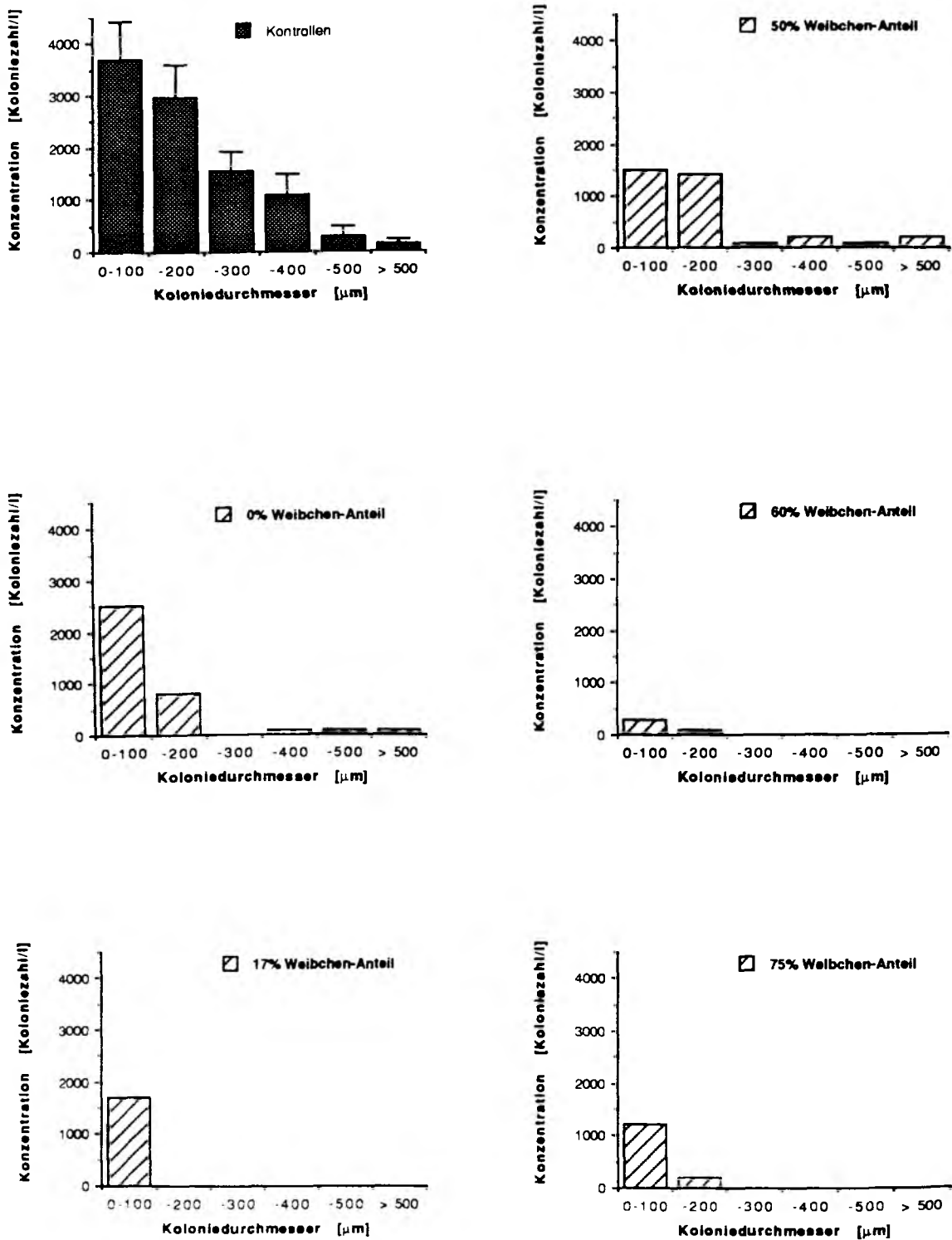


Abb. 41b: Koloniegößenverteilung in Kontroll- und Grazing-Ansätzen mit *Calanus* und *Phaeocystis* in Abhängigkeit vom Weibchen-Anteil. Mittelwerte u. Standardabw. für die einzelnen Größenfraktionen der Kontrollen (n=4). (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 37).

2.2.4.2 Übriges Holoplankton

Zusätzlich zu den oben beschriebenen Copepoden wurden noch drei weitere holoplanktisch lebende Arten getestet: die zur Ordnung der Cladoceren gehörende Art *Evadne nordmanni*, der heterotrophe Dinoflagellat *Noctiluca scintillans* sowie der Polychaet *Tomopteris* sp..

Noctiluca kam 1988 von Mitte Mai bis Anfang August im Plankton vor, war jedoch 1989 vor allem in den Juni-Proben zu finden. Ende Mai 1988 wurde das Grazing-Verhalten von aus Feldproben stammenden *Noctiluca*-Zellen bezüglich *Phaeocystis* untersucht. Dazu wurden drei Experimente mit *Noctiluca* sowie mit Einzelzellen und Kolonien von *Phaeocystis* (genaue Zusammensetzung nicht bestimmt) in Fläschchen von 20 ml Fassungsvermögen unter verschiedenen Bedingungen durchgeführt (siehe Tab. 10). Die Fläschchen waren am Rotations-Inkubator befestigt und drehten sich während des Versuchs. Ein viertes Experiment wurde mit kultivierten *Noctiluca*-Zellen durchgeführt, welche mir Herr Dr. G. Uhlig (BAH, Helgoland) zur Verfügung stellte. In diesem Experiment befanden sich die Organismen in nicht-bewegten Petri-schalen (Volumen: 27 ml), deren Inhalt in 24 Stunden 10mal mit einem Objektträger umgerührt wurde. Die Schalen standen vor dem Ost-Fenster des Labors und waren keinem direkten Sonnenlicht ausgesetzt. Nur im ersten Experiment wurde ein Wegfraß ermittelt, während in allen anderen Experimenten kein Wegfraß gemessen wurde (siehe Tab. 10). Grazing an Kolonien von *Phaeocystis* durch *Noctiluca* konnte jedoch mit Hilfe eines Binokulars beobachtet werden. Kultivierten *Noctiluca* wurde in 250 ml fassenden Petri-Schalen dichte Suspensionen von kultivierter *Phaeocystis* bzw. *Isochrysis* und *Dunaliella* zum Fraß angeboten. Eine Schale mit *Noctiluca* in filtriertem Seewasser diente als Vergleich. Die Versuchsbedingungen entsprachen denen des vorigen Versuchs, doch wurde nicht gerührt. Nach 24 Stunden wurden die *Noctiluca* visuell untersucht. Im Gegensatz zu den *Noctiluca* in filtriertem Seewasser enthielten die meisten *Noctiluca* aus den Algensuspensionen pigmentierte Nahrungsvakuolen. Mehrere *Phaeocystis*-Kolonien unterschiedlicher Größe waren außen mit mehreren *Noctiluca* besetzt. Eine nähere Betrachtung unter dem Mikroskop zeigte Mucus

im Bereich des Zellmundes, und die Zellen in den Nahrungsvakuolen waren von gleicher Form und Größe wie die kolonialen *Phaeocystis*-Zellen.

Der große, pelagisch lebende Polychaet *Tomopteris* trat im August (1989) in den Planktonproben auf und wurde am 1. August 1989 in einem Experiment im Dunkeln mit dem Copepoden *Calanus* (siehe Abschnitt 2.2.4.1.5) mitgetestet. Es ergab sich ein Wegfraß von 11% gegenüber dem Mittelwert der beiden Kontrollen (Variationskoeffizient: 2.6%).

Cladoceren waren zwischen Mitte Mai und Mitte Juli zahlreich im Plankton vertreten (siehe Abb. 2). Ende Mai 1988 wurden zwei Versuche mit adulten *Evadne* durchgeführt, der erste bei hoher Futterkonzentration und Grazer-Dichte, der zweite bei geringeren Dichten (siehe Tab. 10). Beim ersten Experiment ergaben sich keine nennenswerten Unterschiede zwischen Grazing-Ansätzen und Kontrolle. Beim zweiten Experiment wurde in einem der Ansätze eine Verminderung der *Phaeocystis*-Konzentration um 28% gemessen, in den anderen beiden Ansätzen mit *Phaeocystis* sowie in dem Ansatz mit *Dunaliella* und *Isochrysis* ergab sich kein Wegfraß der Algen durch *Evadne*. Die Ergebnisse der quantitativen Versuche mit den drei in diesem Kapitel beschriebenen Arten sind in der unten aufgeführten Tab. 10 zusammengefaßt.

Tab. 10: Filtrations- und Ingestionsraten von *Evadne nordmanni* (adult), *Noctiluca scintillans* und *Tomopteris* sp. (Larvenstadium) an *Phaeocystis*. Mittelwerte±Standardabw. für n=Anzahl der Parallelen. Kultur: 1988, +: 1989, A.

Grazer- Art	Tempe- ratur °C	n	Grazer- Dichte Ind./l	mittlere Konzentration pg Chl-a/l	Filtrations- rate ml/(Ind. d)	Ingestions- rate ng Chl-a/ (Ind. d)
<i>Nocti- luca</i>	9	3	6190±1070	23.4±1.4	-0.1±0.0	-1.9±0.2
<i>scin- tillans</i>	9	2	6580± 610	23.8±4.1	0.1±0.1	1.2±1.2
	12	1	416	3.4	-0.0	-0.0
	19	2	28800± 460	36.5±0.8	-0.0±0.0	-0.0±0.1
<i>Tomop- teris</i> sp.*	15	1	10	0.2*	6.9*	1.1*
<i>Evadne</i>	12	3	116± 41	3.5±0.5	-0.1±1.6	-1.1±5.3
<i>nordmanni</i>	13	2	1750± 750	50.0±2	-0.0±0.0	-0.3±2.0

2.2.5 Zusammenfassung der Ergebnisse

Im Vergleich der Mortalitätsraten in den Inkubationsansätzen mit und ohne *Phaeocystis* ergaben sich keine Hinweise auf eine Schädigung der Zooplankter durch diese Alge.

Ein Grazing an *Phaeocystis* zeigte sich in allen untersuchten Klassen: Flagellata, Polychaeta, Copepoda, Cirripedia sowie Decapoda. *Phaeocystis* wurde von der Mehrzahl der 18 untersuchten Arten gefressen: von 5 der 10 getesteten meroplanktischen Larven und von 6 der 8 getesteten Holoplankter; bei drei weiteren Arten wurde in mindestens einem Ansatz Grazing festgestellt, letzteres Ergebnis jedoch in Anbetracht aller Versuchsergebnisse als nicht eindeutig betrachtet. Ein statistisch signifikantes Grazing ($p \leq 0.05$) wurde bei 6 Arten festgestellt. Eine Zusammenfassung sowie die für die Arten ermittelten maximalen Filtrations- und Ingestionsraten zeigt die Tabelle 11.

Grazer-Art	Grazing	Signi- fikanz niveau	maximale Filtrationsrate ml/(Ind. d)	maximale Ingestionsrate ng Chl-a/(Ind. d)	Tempe- ratur °C	Grazer- dichte Ind./l	Kultur	mittlere Konzentration µg Chl-a/l
MEROPLANKTON								
Polychaeta:								
Polydora pulchra	ja	n. s.	1.1	2.4	17	47	1988	2.2
Spionidae 2	nein							
Cirripedia:								
Semibalanus balanoides	nein							
Balanus crenatus	ja	+	1.9	2.6	17	160	1988	1.3
Decapoda:								
Upogebia deltaura	nein							
Galathea intermedia	ja	+	14.9	28.3	17	3	1988	1.9
Pagurus pubescens	?		40.4	82.3	17	9	1988	2.0
Carcinus maenas	nein							
Portunus depurator	ja	n. s.	4.6	7.7	12	24	1989, A	1.6
Portunus holsatus	ja	n. s.	39.2	44.6	17	10	1988	2.2
HOLOPLANKTON								
Copepoda:								
Acartia clausi	nein							
Temora longicornis	ja	* * *	26.1	32.2	9	154	1988	21.4
T. longicornis nauplii	?		0.2	1.1	16	109	1988	5.5
Centropages hamatus	ja	* *	17.2	33.1	12	16	1988	1.9
Pseudocalanus elongatus	ja	+	14.4	16.5	17	28	1988	1.1
Calanus helgolandicus	ja	* * *	36.4	156.1	17	3	1988	4.3
übriges Holoplankton:								
Noctiluca scintillans	ja	n. s.	0.1	2.3	9	5970	1988	19.7
Tomopteris sp.	ja	n. s.	6.9	1.1	15	10	1989, A	0.2
Evadne nordmanni	?		2.0	5.8	12	87	1988	2.9

Tab. 11: Grazing-Verhalten aller getesteten Arten bezüglich *Phaeocystis* cf. *globosa* : maximale Filtrations- und Ingestionsraten sowie zu den Ingestionsraten gehörende Versuchsbedingungen. (Signifikanzniveau: + p=0.05, * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001 Irrtumswahrscheinlichkeit).

Mit Ausnahme von *Acartia clausi* zeigten alle Copepoden Grazing an *Phaeocystis*, welches für die Arten *Centropages hamatus*, *Temora longicornis* und *Calanus helgolandicus* auf dem 95%-Niveau statistisch signifikant war ($p < 0.05$). Unter vergleichbaren Versuchsbedingungen ergaben sich für *Temora longicornis* sowie für den großen Copepoden *Calanus helgolandicus* die höchsten Freßraten (siehe Tab. 12). Aus den in der Tabelle 12 aufgeführten Ingestionsraten und dem mittleren Chlorophyll-a-Gehalt pro Zelle im jeweiligen Experiment wurde der Wegfraß an Zellen berechnet, deren Umfang für die 5 Copepodenarten in Abb. 42 vergleichend dargestellt ist.

Tab. 12: Filtrations- und Ingestionsraten von 5 verschiedene Copepodenarten an *Phaeocystis*-Kultur (1988).

Grazer-Art	Temperatur °C	Grazer-Dichte Ind./l	mittlere Konzentration µg Chl- <u>a</u> /l	Filtrations- rate ml/(Ind. d)	Ingestions- rate ng Chl- <u>a</u> / (Ind. d)
<i>A. clausi</i>	16	66	4.4	0.0	0
<i>T. longicornis</i>	15	99	3.2	5.7	17.9
<i>C. hamatus</i>	15	68	3.4	1.0	3.4
<i>P. elongatus</i>	17	62	4.2	2.4	10.1
<i>C. helgolandicus</i>	17	10	4.4	10.3	45.2

In den Experimenten mit den Copepoden zeigte sich generell eine Bevorzugung der Kolonien gegenüber den freien Einzelzellen von *Phaeocystis*. Die Weibchen von *Temora* und *Calanus* fraßen bevorzugt die größeren Kolonien, auch fraßen sie mehr als die Männchen. Ältere Copepoditstadien von *Temora* und *Calanus* fraßen mehr als deren jüngere Stadien. Die Freßraten waren negativ korreliert mit der Grazer-Dichte sowie abhängig von der Qualität der *Phaeocystis*-Kultur: Die Monokultur von 1988 und die Mischkultur von 1989 wurden besser gefressen als die Monokultur von 1989. Generell zeigte sich eine Stimulation des Algenwachstums durch das Zooplankton.

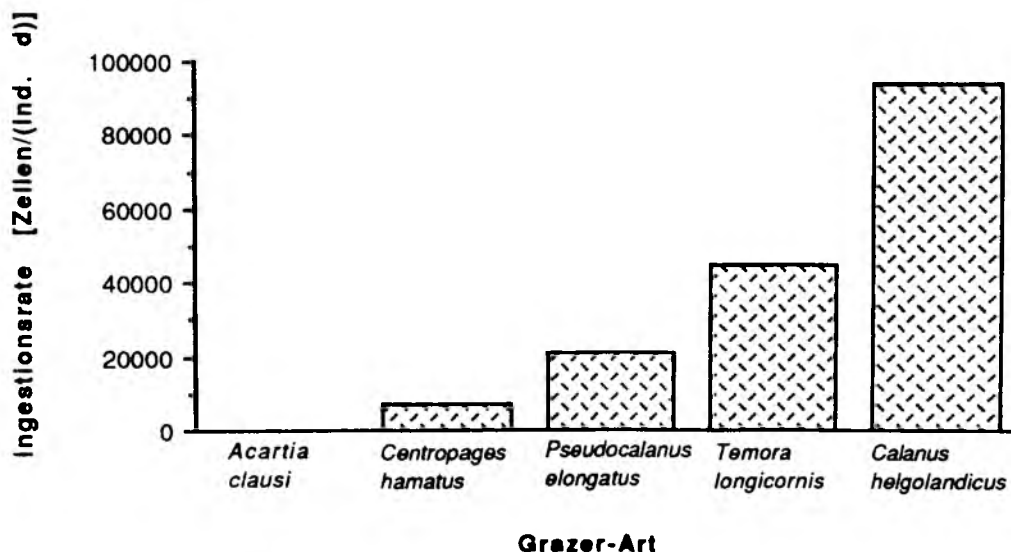


Abb. 42: Täglicher Wegfraß an *Phaeocystis*-Zellen durch 5 verschiedene Copepodenarten. Versuchsbedingungen siehe Tabelle 12.

2.3 Diskussion

2.3.1 Aussagekraft und Grenzen der verwendeten Methode

In der Art und Weise, Grazing-Untersuchungen durchzuführen, sind zwei Extreme denkbar: zum einen direkte Messungen an Zooplankton-Organismen in-situ, wie z. B. die Darmfluoreszenz-Methode, zum anderen Laborexperimente mit Monokulturen unter kontrollierten Bedingungen. Die erste Methode erlaubt es, bei minimaler Beeinflussung natürliche Vorgänge direkt zu messen. Aufgrund der Vielzahl und Variabilität Grazing-relevanter Variablen, wie z.B. Temperatur, Licht, Qualität und Zusammensetzung des Futters sowie Zustand der Grazer, ist es jedoch sehr schwierig, kausale Zusammenhänge festzustellen und Messungen zu reproduzieren. Diese Nachteile ergeben sich bei der zweiten Methode in sehr viel geringerem Maße, welche darum geeignet ist, genau definierte Arbeitshypothesen zu prüfen. Im Labor ist es möglich, die Wirkung einzelner Variablen auf das Ergebnis vergleichbar und reproduzierbar zu testen, doch erhebt sich die Frage, ob die unter den in der Regel sehr artifiziellen Bedingungen erhaltenen Ergebnisse ohne weiteres auf Vorgänge in der Natur übertragbar sind. In dieser Arbeit wurde durch Kombination und Verwendung

verschiedener Methoden versucht, die Vorteile beider methodischer Wege für die Grazing-Frage zu nutzen und durch den Vergleich der Ergebnisse, einen Einblick in die Vorgänge der Natur zu erhalten.

Bei den 1988 durchgeführten Experimenten stand der Aspekt im Vordergrund, möglichst in-situ nahe Bedingungen zu simulieren. Die Versuchsbedingungen wurden der aktuellen Feldsituation angepaßt und das aus dem Feld stammende Zooplankton nicht an ein bestimmtes Futter adaptiert, um möglichst unbeeinflußt die potentiellen *Phaeocystis*-Grazer herauszufinden. Durch diesen Versuchsaufbau sowie infolge der Unkenntnis von Geschlecht, Entwicklungsstadium und Vorgeschichte der Zooplankter ist die Vergleichbarkeit der ermittelten Grazing-Aktivität begrenzt. Die Versuche zeigten jedoch, daß und welche Arten *Phaeocystis* fressen, und geben eine Vorstellung von der Größenordnung der Freßraten, auch im Vergleich zu Freßraten an anderen Algen. Auffällig sind die Unterschiede in der Freßaktivität von verschiedenen Arten vergleichbarer Größe bezüglich *Phaeocystis*. Die Zooplankter wurden mit aller Vorsicht und in gleicher Weise behandelt, zum Teil auch in demselben Experiment unter gleichen Bedingungen getestet. Dennoch ist es denkbar, daß eine verschiedene Empfindlichkeit der Arten bezüglich des "handling" besteht, welche Einfluß auf die Freßaktivität hat. Der experimentelle Befund, daß eine Art keine *Phaeocystis* gefressen hat, kann darum nicht mit Sicherheit auf die Feldsituation übertragen werden. Das gilt besonders für einige Meroplanktonarten, mit denen nur wenige Versuche durchgeführt wurden.

Mit den so ermittelten potentiellen Grazer-Arten wurden 1989 Experimente unter definierten Bedingungen durchgeführt. Überraschenderweise war das Grazing an der *Phaeocystis*-Monokultur viel geringer als an der Kultur gleicher Abstammung im vorangegangenen Jahr. Bei einer Versuchsdauer von 48 Stunden scheint es unwahrscheinlich, daß der starke Unterschied allein durch die 2 1/2stündige Anfütterung zu erklären ist. Auch wurde die Mischkultur (1989 B) unter sonst gleichen Versuchsbedingungen deutlich besser gefressen. Qualität und Zusammensetzung des Futters hatte also einen entscheidenden Einfluß auf die Freßaktivität. Die Versuchsergebnisse legen nahe, daß die im Feld vorkommende

Phaeocystis, welche meist einen hohen Kolonieanteil besitzt und dort mit anderen Algen-Arten vergesellschaftet vorkommt, stärker gefressen wird als in den Experimenten mit der Monokultur (auch 1988), die überwiegend aus *Phaeocystis*-Einzelzellen bestand.

Der mehrfach beobachtete Zusammenhang zwischen erniedrigter Freßaktivität und höherer Grazer-Dichte wirft die Frage auf, um wieviel höher die ermittelten Raten bei natürlichen Grazer-Dichten wären, welche in den meisten Fällen etwa eine Größenordnung unter den in den Experimenten verwendeten Dichten liegen.

Die zur Errechnung der Filtrations- und Ingestionsraten benutzten Formeln von Frost (1972) gehen von einer gleichen Bruttowachstumsrate der Algen in den Kontroll- und in den Grazing-Ansätzen aus. Chlorophyll-*a*-Messungen und Zellzählungen ergaben jedoch in mehreren Fällen höhere *Phaeocystis*-Konzentrationen in den Grazing-Ansätzen als in den Kontrollen. Diese Konzentrationserhöhung wird als Stimulation des Algenwachstums durch die Anwesenheit der Zooplankter interpretiert und würde bei einer Verallgemeinerung auf alle Versuche eine generelle Unterschätzung aller Freßraten bedeuten. Experimente zur Klärung, ob und in welchem Maße dieser Effekt von der Ammonium-Exkretion der Zooplankter abhängt, ergaben kein eindeutiges Ergebnis. In beiden Versuchen ergab sich bei einer Lichtintensität von $100 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ und der Verwendung von f/8-Medium (220 μM Nitrat, 9 μM Phosphat) ein *Phaeocystis*-Zuwachs von etwa 3 $\mu\text{g Chl-}a/l$. Legt man ein Chl-*a*/C-Verhältnis von 29 für Einzelzellen bzw. 55 für Kolonien (Lancelot et al. 1991) und ein atomares Verhältnis der Elemente C:N:P von 106:16:1 (Redfield et al. 1963) zugrunde, so ergibt sich eine Assimilation von ca. 7 $\mu\text{M C}$, 1 $\mu\text{M N}$ und 0.1 $\mu\text{M P}$. Es kann darum angenommen werden, daß das Algenwachstum während dieser Experimente nicht durch die Menge des verfügbaren Stickstoffs oder Phosphats limitiert war. Dasselbe gilt für Kohlendioxyd, welches im Seewasser reichlich vorhanden ist ($\approx 2 \text{ mM}$).

Es wird vielmehr angenommen, daß die Algen lichtlimitiert wuchsen. Die Algenzellen benötigen bei der Nutzung von Nitrat als Stickstoffquelle mehr Energie (Nitrat-, Nitritreduktion) als bei der Nutzung von Ammonium (Atlas & Bartha 1987). Darum ist es

denkbar, daß zusätzlich vorhandenes Ammonium einen positiven Effekt auf das *Phaeocystis*-Wachstum hatte. Möglicherweise übt auch die durch die Schwimmbewegungen der Zooplankter verursachte Turbulenz oder die Ausscheidung anderer Produkte einen wachstumsfördernden Einfluß aus. Denkbar wäre, daß Ausscheidungen der Zooplankter zu erhöhten Konzentrationen von gelöstem oder partikulärem organischen Kohlenstoff führen, welche *Phaeocystis* in der Lage ist zu nutzen. So ist für eine Anzahl von Phytoflagellaten bekannt, daß diese sich auch osmotroph (Antia et al. 1991) oder phagotroph (Porter 1988) ernähren können, und Veen (1991) stellte fest, daß die Aufnahmerate von Partikeln unter lichtlimitierenden Bedingungen erhöht ist. Lewin (1992) zeigte, daß der Phytoflagellat *Chrysochromulina hirta*, welcher wie *Phaeocystis* zu den Prymnesiophyceen gehört und wie diese ein "Haptonema" genanntes Organell besitzt, dieses Organell zur phagotrophen Ernährung benutzt.

Die reguläre Versuchsdauer von 48 Stunden wurde gewählt, um auch bei geringer Freßaktivität bei den eingesetzten Grazer-Dichten deutliche Konzentrationsabnahmen gegenüber den Kontrollen messen zu können und außerdem den Einfluß von möglichem "handling"-bedingten abnormalen Freßverhalten während der ersten Stunden des Experimentes zu minimieren. Bei einer starken Abnahme gegenüber der Anfangskonzentration (etwa 50% und mehr) kann die Ingestionsrate im Verlauf des Experimentes stark gesunken sein, woraus sich eine (zu) niedrige über 48 Stunden gemittelte Ingestionsrate ergibt. Dies trifft in vielen Fällen auf die Ingestionsraten an Koloniezellen zu. Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden die meisten Experimente über diese Standarddauer von 48 Stunden durchgeführt. Einzelne Zeitreihen-Experimente bis 72 Stunden und Experimente über 24 Stunden Dauer zeigen den Einfluß der Versuchsdauer auf das Grazing-Ergebnis. Sicher verändert sich auch die Qualität der Algen bei zweitägiger Inkubation im Schwachlicht. Dabei kann nicht unbedingt davon ausgegangen werden, daß das Grazing durch schlechtes Wachstum von *Phaeocystis* negativ beeinflusst wird: Estep et al. (1990) fanden starkes Grazing gerade in der Zusammenbruchsphase der *Phaeocystis*-Blüte. Die lange Inkubation im Schwachlicht führte zu einer Zunahme des zellspezifischen Chl-*a*-Gehaltes, wodurch die auf Chlorophyll-

Messungen basierenden Wachstumsraten zu hoch liegen. Dieses betrifft jedoch in gleichem Maße auch die Grazing-Ansätze und beeinflusst nicht das Resultat. Dabei sei angenommen, daß bei den verwendeten niedrigen Zelldichten, Zelldichteunterschieden und der Lichtstärke die Auswirkungen unterschiedlicher Selbstabschattung vernachlässigbar gering war.

Aufgrund der aus mehreren Gründen anzunehmenden Möglichkeit der versuchsbedingten Unterschätzung der Freßraten (siehe oben) wurden in der zusammenfassenden Tabelle 11 die höchsten gemessenen Raten angegeben. Diese beruhen sämtlich auf Bestimmungen des Chlorophyll a-Gehaltes, welcher gegenüber den Zelldichten als zuverlässigeres Konzentrationsmaß betrachtet wird. Während für die Chlorophyll-Bestimmungen 87% des Flaschenvolumens filtriert und integral gemessen wurden, enthielten die Unterproben für die Zellzählungen nur 3% des Flaschenvolumens und wurden im Falle der Einzelzellen nur zu etwa 1% ausgezählt. Die mittlere Standardabweichung zwischen allen parallelen Kontrollmessungen betrug im Falle der Chl-a-Bestimmungen 4%, im Falle der Zellzählungen (Einzelzellen) 8% und für die Zählungen der Kolonien 22%. Ein weiteres Problem bei der Nutzung von Zelldichten als Maß für die Biomasse ergibt sich aus der Tatsache, daß das Zellvolumen mit der dritten Potenz des Zelldurchmessers steigt, also schon geringe unauffällige Änderungen der mittleren Zellgröße starke Änderungen des Zellvolumens nach sich ziehen. Ebenfalls ist der Fall denkbar, daß die Zellen eine Teilung vollziehen ohne entsprechende Verdopplung ihrer Biomasse. Darum wäre es genauer, mit Hilfe eines Coulter-Counters, Durchflußzytometers oder der automatischen Bildanalyse Schätzungen der Biovolumina vorzunehmen, doch standen diese Möglichkeiten nicht zur Verfügung. Generell wurden deshalb die Zell- und Koloniezählungen nur zur Kontrolle des Chl-a-Wegfraßes und als Anhaltspunkt für selektives Grazing an bestimmten Größenfraktionen benutzt.

2.3.2 Vergleich der Ergebnisse mit der Literatur

Wie bereits in der Einleitung dieser Arbeit dargestellt, sind die Literaturangaben zur Frage der Nutzung von *Phaeocystis* als Nahrungsquelle für Zooplankton widersprüchlich. Eine ausführliche Zusammenstellung der zu dieser Frage veröffentlichten Arbeiten findet sich bei Weiße et al. (in prep.). In dem hier abgehandelten Diskussionsteil werden die Resultate der Grazing-Experimente mit Vertretern des Mesozooplankton diskutiert, wobei das Schwergewicht auf die Copepoden und den Vergleich mit Literaturangaben aus experimentellen Untersuchungen gelegt wurde.

Von den meisten hier getesteten oder nahe mit ihnen verwandten Arten ist bekannt, daß sie sich zumindest teil- bzw. zeitweise von Phytoplankton ernähren (Lebour 1922, Raymont 1963, Barnes 1982 und darin zitierte Arbeiten). So werden Diatomeen und in einigen Fällen auch Flagellaten von Polychaetenlarven, *Tomopteris helgolandicus*, *Evadne nordmanni*, Cirripedia-Nauplien, Copepoden und einigen Dekapodenlarven gefressen (Lebour 1922). Sowohl bei den Polychaeten- (Thorson 1946 und darin zitierte Arbeiten) als auch bei Cirripedier- (Moyse 1963) und Dekapodenlarven (Lebour 1922, 1928) bestehen Unterschiede im Nahrungsanspruch der verschiedenen Arten. Dekapodenlarven, vor allem die älteren Entwicklungsstadien benötigen tierische Nahrung (Lebour 1933).

Das Größenspektrum der Algen, welches von Mesozooplanktern gefressen werden kann, fällt in den Größenbereich, in dem *Phaeocystis* auftritt (Thorson 1946, Gaudy 1974, Corkett & McLaren 1978, Paffenhöfer & Harris 1979, Franz et al. 1991). Die Untergrenze der freißbaren Partikelgröße hängt bei filtrierenden Organismen vom Bau ihres Filtrationsapparates ab. Naupliusstadien einiger Cirripedier (Moyse 1963) und Cladoceren (Geller & Müller 1981) können Partikel von wenigen Mikrometern Durchmesser effektiv filtrieren. Für Copepoditstadien calanoider Copepoden liegt die Größe von *Phaeocystis*-Einzelzellen (3-8 µm) an der Untergrenze des Bereichs filtrierbarer Partikelgrößen. So beträgt beispielsweise im Falle von *Pseudocalanus*, einem in der Nordsee häufigen und bestandsbildenden Copepoden (Franz et al. 1991),

der minimale Abstand der feinen Borsten (Setulae) der 2. Maxille 3-8 μm (Schnack 1975). Messungen an anderen Copepoden ergaben ebenfalls minimale Setulae - Abstände zwischen etwa 2-17 μm (Marshall 1973 und darin zitierte Arbeiten, Nival & Nival 1976). Diese feinen Borsten könnten als eine Art Filternetz betrachtet werden, wobei deren Abstand ("Maschenweite") einen Anhaltspunkt für die minimal filtrierbare Partikelgröße liefert (Marshall & Orr 1955, Gauld 1966, Boyd 1976, Nival & Nival 1979). Demgegenüber weisen jüngere, mit Hilfe der Hochgeschwindigkeits-Photographie durchgeführte Untersuchungen auf die Notwendigkeit, die traditionelle und simplifizierende Vorstellung eines passiven Filtrationsvorganges zu revidieren und zu erweitern (Koehl & Strickler 1981, Paffenhöfer et al. 1982). Abhängig vom Entwicklungsstadium sind Copepoden zwar generell in der Lage, Partikel von etwa 3-8 μm aufzunehmen, jedoch in der Regel mit geringerer Effizienz als bei größeren Partikeln (Marshall & Orr 1955, Nival & Nival 1976, Poulet 1978, O'Connors et al. 1980, Berggren et al. 1988, Bautista & Harris 1992). Im Gegensatz zu Polychaetenlarven, bei welchen die Maximalgröße der ingestierbaren Futterpartikel auf ca. 50% des Ösophagusdurchmessers beschränkt ist (Thorson 1946), läßt sich für Copepoden keine solche Obergrenze angeben. Copepoden können sich auch "räuberisch" bzw. "greifend" ernähren und dabei sehr große Objekte (Anraku & Omori 1963) bis zur eigenen Körpergröße (Cushing 1955) fangen.

Berichte über die Nutzung von *Phaeocystis* durch Zooplankton finden sich in den Arbeiten von Frau Lebour (1922), welche den Darminhalt bei einer großen Zahl von Organismen untersuchte. Es ergab sich, daß viele Zooplankton-Arten *Phaeocystis* fressen; explizit genannt werden u.a. *Evadne nordmanni*, *Temora longicornis*, *Centropages typicus*, *Calanus finmarchicus* sowie eine Dekapoden-Zoëalarve ("Crab Zoëa, indet."). Nicholls (1935) beschrieb die Ingestion von *Phaeocystis*-Kolonien durch die Copepoden *Longipedia scotti* und *Longipedia minor*. Das *Phaeocystis*-Kolonien von Copepoden gefressen werden können, bestätigen auch die von Jones & Haq (1963) durchgeführten Darmuntersuchungen an *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* und *Oithona nana*. Demgegenüber fand Schnack (1983), daß Copepoden mit filtrierender Ernährungsweise (*Calanus propinquus*, *Rhincalanus*

gigas, *Eucalanus* sp.) im Gegensatz zu zwei räuberisch lebenden Copepoden keine *Phaeocystis*-Kolonien der Größe 50-1500 μm fressen. Auch für andere filtrierende Organismen, wie *Bivalvia*, fanden sich negative Auswirkungen von *Phaeocystis* auf die Freßaktivität (z.B. Pieters et al. 1980), und Jebram (1980) beobachtete sogar toxische Effekte auf die Bryozoe *Electra pilosa*.

Eine erste Quantifizierung der Ingestion von *Phaeocystis*-Kolonien (Größe: 50-400 μm) durch die Copepoden *Acartia clausi* und *Temora longicornis* veröffentlichte Weiße (1983). Die in der Arbeit von Weiße gemachten Aussagen, daß *Acartia* und in noch größerem Maße *Temora* an *Phaeocystis*-Kolonien frißt mit Ingestionsraten in der Größenordnung, wie sie auch an anderem Phytoplankton gemessen wurden (maximale tägliche Ingestion: 54% Copepoden-Kohlenstoff), stimmen teilweise mit den Ergebnissen dieser Arbeit überein. Auch in dieser Arbeit fand sich ein *Phaeocystis*-Wegfraß durch *Temora*, welcher den Freßraten an anderen Algen vergleichbar war, jedoch war das *Phaeocystis*-Grazing durch *Acartia* minimal. Die von Weiße gemachten Ingestionsberechnungen basieren lediglich auf der Veränderung von Koloniedichten in den Versuchsfläschchen, wodurch die abgeleiteten Ingestionsraten mit einer Unsicherheit behaftet sind. Abgesehen von der Tatsache, daß neben der Anzahl auch die Größe der gefressenen Kolonien einen entscheidenden Einfluß auf die angegebenen Ingestionsraten (Einheit: $\mu\text{g C}/(\text{Ind. d})$) hat, ist ebenfalls ein Zerfall von Kolonien durch die Aktivität der Copepoden in den sehr kleinen Versuchsbehältern (1-3 Copepoden pro 20 ml) in den Grazing-Ansätzen denkbar. Experimente von Verity & Smayda (1989) mit *Acartia* spp. zeigten geringe Ingestionsraten und schlechte Eiproduktion der Copepoden mit *Phaeocystis* als Futter.

Eine Reihe von Freßexperimenten mit den in nordnorwegischen Gewässern häufigen großen *Calanus*-Arten zeigte, daß diese *Phaeocystis* fressen. Tande & Båmstedt (1987) fanden vergleichbare Filtrationsraten an *Phaeocystis*-Einzelzellen und an der Diatomee *Chaetoceros furcellatus* durch *C. hyperboreus* und *C. finmarchicus*, jedoch signifikant höhere Filtrationsraten an Kolonien von *Phaeocystis* (*C. hyperboreus* C 5). *C. hyperboreus* (C 4 + C 5) ingestierte *Phaeocystis*-Kolonien der Größen 25-200 μm und >200 μm

etwa viermal schneller als *Phaeocystis*-Flagellaten oder eine Diatomeen-Mischkultur $>25\ \mu\text{m}$ (Huntley et al. 1987). Diese Beobachtungen sind in Übereinstimmung mit der in dieser Arbeit gefundenen Bevorzugung der Kolonien durch vier Copepodenarten. In den Versuchsansätzen mit vorwiegend weiblichen Copepoditstadien C 5 und C 6 der Arten *Temora longicornis* und *Calanus helgolandicus* zeigte sich eine besonders starke Abnahme der größeren Kolonien mit einem sphärischen Durchmesser (ESD, siehe Abschnitt 2.1.4), von mehr als 100 bzw. 200 μm). Demgegenüber fanden Hansen et al. (1990) geringeren Wegfraß von größeren Kolonien (ESD $>100\ \mu\text{m}$) im Vergleich zu kleineren Kolonien (30-100 μm ESD) sowie geringeren Wegfraß von *Phaeocystis*-Kolonien gegenüber Diatomeen für jüngere Copepoditen (C 1 - C 3) von *Calanus finmarchicus*. Diese Unterschiede nahmen jedoch mit der Höherentwicklung der Copepoditen ab: Copepoditstadien C 4 und C 5 ingestierten gleich viel oder mehr an großen Kolonien gegenüber kleineren Kolonien oder Diatomeen. Eine generelle Bevorzugung der Kolonien (ESD $\geq 10\ \mu\text{m}$) gegenüber Flagellaten und einzelnen vegetativen Zellen (ESD 3-8 μm) von *Phaeocystis* läßt sich mit der Annahme erklären, daß die nicht-kolonialen Zellen zu klein sind, um effektiv gefressen werden zu können (siehe Anfang dieses Abschnitts). In mit *Temora* und *Calanus* durchgeführten Grazing-Experimenten wurde eine besonders starke Dezimierung aller Kolonien >100 bzw. $>200\ \mu\text{m}$ ESD festgestellt. Sieht man von der Möglichkeit eines Grazing-unabhängigen selektiven Zerfalls größerer Kolonien ab, so deuten die Versuchsergebnisse auf eine Bevorzugung und hohe Effektivität der greifenden ("räuberischen") Ernährungsweise hin, welche auch den Umgang mit sehr großen Kolonien (ESD $>500\ \mu\text{m}$) mit einschließt. Von beiden Copepoden-Arten ist bekannt, daß sie sich auch räuberisch ernähren können (Lebour 1922, Corner et al. 1974, Gaudy 1974, Daan et al. 1988) und dabei Objekte von mehreren 100 μm Durchmesser bis hin zu 500-600 μm großen *Artemia*-Larven fangen und teilweise verzehren können (Petipa 1960, Anraku & Omori 1963, Araskevich & Drits 1984). Daß eine solche Ernährungsweise auch auf die gallertigen *Phaeocystis*-Kolonien übertragbar ist, unterstützen die Beobachtungen von Nicholls (1935). Dieser beschrieb detailliert das Ergreifen, Zerbrechen und Ingestieren von *Phaeocystis*-Kolonien durch die Copepoden *Longipedia scotti* und *L. minor*.

Der von Hansen et al. (1990) angegebene lineare Zusammenhang zwischen Ingestionsrate von *Calanus* und *Phaeocystis*-Konzentration (Chlorophyllgehalt $<10 \mu\text{g/l}$) trifft näherungsweise zumindest für den Anfangsteil (ca. $0-4 \mu\text{g Chl./l}$) der hyperbolischen Anpassungen zu. Die Filtrationsrate wäre dann in diesem niedrigen Konzentrationsbereich als maximal und konstant anzusehen und nähme bei höheren Futterkonzentrationen ab (Holling-Funktion Typ 1, Holling 1965, Frost 1972). Ein solches oder ähnliches Freßverhalten von Copepoden wurde mehrfach berichtet (z.B. Anraku 1964, Frost 1972, Kiørboe et al. 1982) und macht den direkten Vergleich maximaler Filtrationsraten bei niedrigen Futterkonzentrationen möglich. Hansen et al. (1990) fanden maximale Filtrationsraten von C 4 *Calanus finmarchicus* an *Phaeocystis*-Kolonien von 48 ml pro Tag, Tande & Båmstedt (1987) ermittelten durchschnittlich 67 ml/d für C 5 *C. finmarchicus* an *Phaeocystis*-Einzelzellen. In der vorliegenden Arbeit wurden in mehreren Versuchen mit *C. helgolandicus* (C 4 - C 6) maximale Filtrationsraten von 30-40 ml pro Tag gemessen. Sie liegen damit niedriger, jedoch im gleichen Größenbereich wie die bei vergleichbaren Futterkonzentrationen und Grazer-Dichten an *C. finmarchicus* ermittelten Raten. Bei diesem Vergleich ist zu berücksichtigen, daß *Calanus helgolandicus* zwar etwas kleiner als *C. finmarchicus* ist, aber die letztgenannte, bei niedrigeren Temperaturen lebende Art hat eine niedrigere Stoffwechselaktivität und wächst langsamer.

Unter Verwendung eines C/Chl-a-Verhältnisses von 29 (Lancelot-van Beveren 1980) sowie der von Williams & Robins (1982) angegebenen mittleren Kohlenstoffgehalte für C 4, C 5, Männchen und Weibchen von *C. helgolandicus*, wurden aus den in dieser Arbeit gefundenen Ingestionsraten gewichtsspezifische Ingestionsraten abgeschätzt. Die so errechnete maximale Ingestionsrate betrug 4.0% des Copepoden-Körperkohlenstoffgehaltes pro Tag. Dieser Wert liegt im Bereich der für *C. finmarchicus* und *C. hyperboreus* an *Phaeocystis*-Einzelzellen und Kolonien gefundenen täglichen Kohlenstoff-Rationen von 0.4-14.6% und 0.4-10.5% (Tande & Båmstedt 1987) bzw. 2.5-10.8% (Huntley et al. 1987). Obwohl diese Freßraten an *Phaeocystis* in Übereinstimmung sind mit gemessenen Freßraten sympatrischer Arten an anderem bzw. natürlichen Phyto-

plankton (Huntley 1981, Baars & Fransz 1984, Schnack et al. 1985, Tande & Båmstedt 1985), ist deren Niveau doch niedrig. Mullin & Brooks (1970) bestimmten für C 4 - C 6 *C. helgolandicus*, welche *C. pacificus* entspricht (Brodsky 1975), bei 10°C und der Verwendung der Diatomee *Thalassiosira fluvatilis* als Futter einen Bruttowachstumskoeffizienten (k_1) von 30 Prozent. Unter der Annahme einer gleich guten Futterausnutzung von *Phaeocystis* durch *Calanus* würde eine tägliche Ration von 4% lediglich ein Wachstum von 1% pro Tag ermöglichen. Daß eine solche Freßrate als sub-optimal angesehen werden muß, zeigen auch die Messungen von etwa einer Größenordnung höher liegenden Freßraten von C 4 - C 6 *C. finmarchicus* von 50% bzw. 31-83% durch Gamble (1978) und Daro (1980).

Ein ähnliches Bild ergibt sich für die kleineren Copepoden. Unter den etwa gleichgroßen Arten *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* sowie *Pseudocalanus elongatus* (Adler & Jespersen 1920, Deevey 1960), welche jedoch im Vergleich zu *Temora* und *Centropages* um etwa 1/3 leichter ist (Fransz, pers. Mitt.), zeigte *Temora* die höchste Freßaktivität bezüglich *Phaeocystis*: eine maximale Filtrationsrate von 26.1 ml/(Ind. d) und eine maximale Ingestionsrate von 32.2 ng Chl-a/(Ind. d) bei einer mittleren Konzentration von 21.4 µg Chl-a/l von *Phaeocystis*-Einzelzellen. Die höchste Ingestionsrate bei bekannter Stadienzusammensetzung (C 5.8, 93% Weibchen-Anteil) betrug 17.8 ng Chl-a pro Ind. pro Tag und wurde an der Kultur B (mittlere Konzentration 1 µg Chl-a/l) bestimmt. Es wurde angenommen, daß die *Temora*-Weibchen eine Cephalothoraxlänge von 0.95 mm (Adler & Jespersen 1920) und ein dementsprechend aschefreies Trockengewicht von 10.7 µg/Ind. gehabt haben, daß C 5-Stadien 48% leichter sind (Fransz, persönliche Mitteilung) und der Kohlenstoffgehalt 40% vom Trockengewicht beträgt (Omori 1969). Unter Verwendung eines C/Chl-a-Verhältnisses von 29 für *Phaeocystis*-Einzelzellen ergibt sich eine geschätzte tägliche Ration von 516 ng C pro Copepode mit 9.9 µg C entsprechend 5.2% des Körpergewichts. Berücksichtigt man den Kohlenstoffgehalt der Kolonien (C/Chl-a = 55, Lancelot et al. 1991), deren Zellen 71% der total gefressenen Zellzahl ausmachten, so ergäbe sich eine geschätzte tägliche Ration von 8.5% des Körperkohlenstoffs bei einer Futterkonzentration von

47.5 $\mu\text{g C/l}$. Diese Konzentration liegt weit unterhalb der Sättigungskonzentration von ca. 200-300 $\mu\text{g C}$ (Daro 1986), oberhalb derer die Ingestionsrate nicht weiter zunimmt. Unter der Annahme einer linearen Beziehung zwischen Ingestionsrate und Futterkonzentration, also konstanter Filtrationsrate, wäre bei 250 $\mu\text{g C}$ eine maximale tägliche Ration von 44.8% zu erwarten. In einer Freilandstudie an *T. longicornis* fand Daro (1986) jedoch eine hyperbolische Zunahme der Ingestionsrate (Parsons et al. 1967) mit maximalen täglichen Rationen von 15-20% während der *Phaeocystis*-Blüte. Wie auch bei *C. helgolandicus* liegen die in dieser Arbeit für *Temora* an *Phaeocystis* gefundenen Filtrations- und Ingestionsraten im Bereich der mit *Temora* oder vergleichbar großen calanoiden Copepoden an anderem Phytoplankton gefundenen Raten: z.B. 0.3-13.5% (Nicolajsen et al. 1983) oder 4.0-50.3% (Baars & Fransz 1984). Dieser Vergleich läßt vermuten, daß *Phaeocystis* in ähnlichem Maße wie anderes Phytoplankton als Nahrungsquelle genutzt werden kann. Die gefundenen Ingestionsraten sind jedoch niedrig, und für starkes Wachstum sind viel höhere Freßraten nötig. So ermittelten Harris und Paffenhöfer (1976a) eine tägliche Ingestion von 148% und einen Bruttowachstumskoeffizienten von 17.3% bei einer Futterkonzentration von 200 $\mu\text{g C/l}$ und Klein Breteler et al. (1990) fanden in Züchtungsexperimenten ebenfalls Ingestionsraten von mehr als 100%.

Grazing von *Noctiluca scintillans* an *Phaeocystis*-Einzelzellen bestätigen auch jüngere Experimente, welche Weiße (in prep.) durchführte. Die von ihm gemessene maximale Ingestionsrate von täglich 2300 Zellen/Ind, welche in guter Übereinstimmung mit den in dieser Arbeit gefundenen maximalen spezifischen Raten von täglich $1.2 \pm 1.1 \text{ ng Chl-}a = 2400 \pm 2200 \text{ Zellen}$ ist, entspricht einer täglichen Ration von lediglich 17%.

2.3.3 Interpretation der Ergebnisse

Wie in den vorangehenden Abschnitten 2.3.1 und 2.3.2 näher ausgeführt, wurde für eine Vielzahl von häufig vorkommenden Zooplankton-Arten ein Grazing an *Phaeocystis* festgestellt. Die gemessenen Freßraten sind aus methodischen Gründen mit einer

gewissen Unsicherheit behaftet, durch welche bei der Interpretation von Unterschieden zwischen den Arten sowie bei der Übertragung der Ergebnisse auf das Freiland eine gewisse Vorsicht angebracht ist. Aus mehreren Gründen (siehe Abschnitt 2.3.2) wird angenommen, daß die ermittelten Freßraten Minimum-Schätzungen darstellen. Die in dieser Arbeit gefundenen Freßraten stimmen recht gut mit den Ergebnissen aus anderen Grazing-Untersuchungen an *Phaeocystis* überein; doch ist es denkbar, daß auch dort ähnliche Mechanismen wirkten und zu Unterschätzungen der Raten führten.

Unter den genannten Vorbehalten soll dennoch der Versuch unternommen werden, die Auswirkungen des Grazing auf eine Freiland-*Phaeocystis*-Blüte größenordnungsmäßig abzuschätzen. Als Beispiel wurden die Verhältnisse im MARSDIEP (westl. niederländ. Wattenmeer) zugrunde gelegt, da für dieses Gebiet das Auftreten starker *Phaeocystis*-Blüten besonders gut dokumentiert ist, und ebenfalls umfangreiche Daten über das Zooplankton verfügbar sind. Da es Hinweise gibt, daß parallel zum Eutrophierungsprozeß auch Veränderungen des Zooplankton stattgefunden haben (Fransz et al. in prep.), wurde auf aktuelles, bisher unveröffentlichtes Datenmaterial aus dem Jahre 1991 zurückgegriffen, welches mir Herr Dr. H. Fransz (Zooplankton-Entwicklung) und Herr Dr. G. Cadée (Phytoplankton-Entwicklung) freundlicherweise zur Verfügung stellten. Aus den Zooplankton-Daten wurde deutlich, daß im Frühjahr die Copepoden die biomassereichste Fraktion des Mesozooplankton stellten, doch waren kurzzeitig auch Polychaeten- und Cirripedierlarven sowie nach der *Phaeocystis*-Blüte *Noctiluca scintillans* stark im Plankton vertreten. Die Copepodengemeinschaft wurde von *Temora longicornis* dominiert (siehe auch Kapitel 3), deren Anteil an der totalen Copepoden-Biomasse im Zeitraum 21. 3. - 11. 6. 1991 im Mittel $79\% \pm 8\%$ ($n = 12$) betrug. Die *Phaeocystis*-Blüte entwickelte sich im April, mit einer starken Zunahme der Zelldichte bis auf einen Maximalwert von 12.5 Mio. Zellen/l (29.4.), und brach im Verlauf des Mai wieder zusammen (siehe Abb. 44).

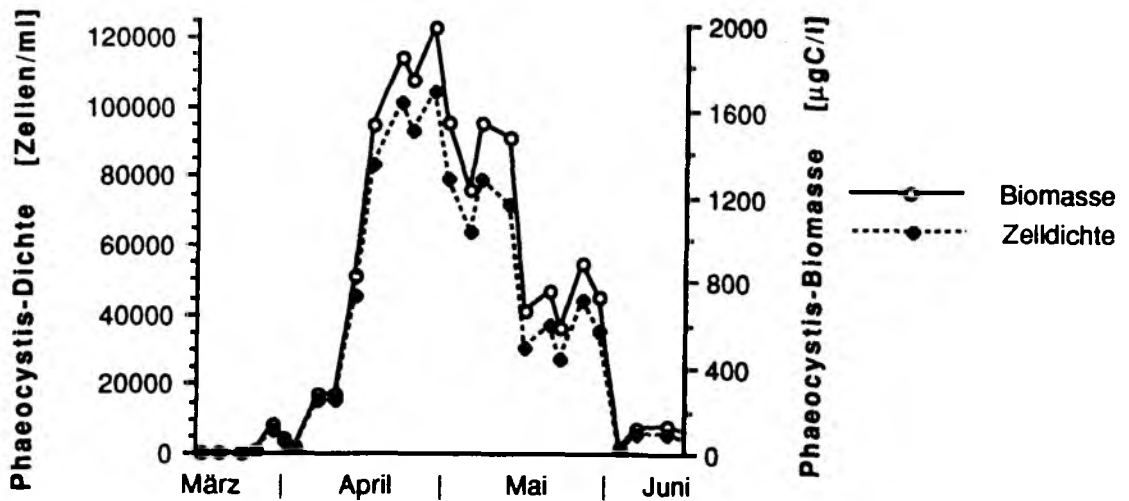


Abb. 43: *Phaeocystis*- Zelldichten und Biomasse-Entwicklung (exkl. kolonialem Mucus) während der Frühjahrsblüte 1991 im MARSDIEP nach Cadée (persönliche Mitteilung).

Für drei Zeitabschnitte, welche in die Aufbauphase, die Phase höchster Zelldichten und die Zusammenbruchphase der *Phaeocystis*-Blüte fallen, wurde der geschätzte potentielle *Phaeocystis*-Wegfraß durch Copepoditen und Adulte von *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* und *Pseudocalanus elongatus* der *Phaeocystis*-Biomasse und -Produktion gegenübergestellt. Den Berechnungen lagen folgende Annahmen zugrunde:

- *Phaeocystis* und Copepoden sind über eine mittlere Tiefe von 15 Metern gleichmäßig verteilt,
- Koloniezellen und Flagellaten besitzen einen Kohlenstoffgehalt von 14.15 bzw. 10.80 pg C/Zelle (Rousseau et al. 1990),
- *Centropages* und *Pseudocalanus* fressen genausoviel wie *Temora*: oberhalb einer *Phaeocystis*-Konzentration von 250 µg C/l, unabhängig vom Entwicklungsstadium und der Wassertemperatur 44.8% des Körperkohlenstoff-Gehalts, unterhalb dieser Konzentration, entsprechend weniger, linear mit der *Phaeocystis*-Konzentration abnehmend.
- Die Copepoden fressen ausschließlich *Phaeocystis*-Zellen, der Kohlenstoffgehalt des kolonialen Mucus ist bei allen Berechnungen nicht mitberücksichtigt.

Aus dieser Abschätzung ergab sich, daß die Copepoden während der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte pro Tag nur wenige Prozent der Biomasse ("standing stock") wegfressen (siehe Tab. 13). Während der Aufbauphase und der Zeit hoher *Phaeocystis*-Biomasse betrug der Wegfraß nur etwa 10% der täglichen *Phaeocystis*-Produktion, jedoch bis zu 45% in der Zusammenbruchsphase der Blüte.

Tab. 13: Errechneter *Phaeocystis*-Wegfraß durch Copepoden (siehe Text) im Verlauf der Frühjahrsblüte 1991 im MARSDIEP im Vergleich zur *Phaeocystis*-Biomasse und Produktion bei einer Wassertiefe von 15 m. Berechnung unter Verwendung unveröffentlichter Daten von Cadée (*Phaeocystis*) und Franz (Copepoden), persönliche Mitteilungen. +: bei der kleinsten Biomasse

Zeitraum	<i>Phaeocystis</i>		Copepoden		Anteil des Wegfraßes	
	Biomasse	Produktion	Biomasse	Wegfraß	an der	
	µg C/l	µg C/(l d)	µg C/l	µg C/(l d)	Biomasse	Produktion
4.4-15.4.	24- 723	13-380	22.4	0.96 ⁺ /10	1-4%	9-13%
18.4-29.4.	1340-1620	173-260	50.8	23	1-2%	9-13%
2.5-27.5.	436-1280	40-133	39.4	18	1-4%	14-45%

Ein nennenswerter Einfluß des Copepoden-Grazing auf die Entwicklung der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte besteht vermutlich allenfalls in einer Beschleunigung ihres Zusammenbruchs. Da die dieser Betrachtung zugrunde liegenden Ingestionsraten jedoch stark unterschätzt sein können, erschien es bedeutsam, den Grazing-Druck auf eine *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte an Hand von Freiland-Messungen zu überprüfen.

3 WACHSTUM UND IN-SITU GRAZING VON COPEPODEN IM VERLAUF EINER *PHAEOCYSTIS*-FRÜHJAHRSLÜTE IM MARSDIEP 1990

3.1 Material und Methoden

3.1.1 Vorbemerkungen

Während eines zweijährigen Forschungsaufenthalts (26. März 1990 - 31. März 1992) am NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE (NIOZ, Niederlande) wurden Untersuchungen zum in-situ Freßdruck von Copepoden im Verlauf einer *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte durchgeführt. Dazu wurden an 15 Tagen zwischen dem 30. März und 11. Mai 1990 Wasserproben aus dem nahe der Station gelegenen Meeresarm MARSDIEP genommen und die in den Proben enthaltenen Copepoden im Labor analysiert. Ort und Zeit dieser Probenserie wurde mit Probennahmen durch niederländische Kollegen zur Untersuchung an Phytoplankton (Herr W. van Boekel) und Mikrozooplankton (Herr Prof. Dr. R. Bak u. Herr G. Nieuwland) abgestimmt. Deren Ergebnisse sind zur Interpretation der eigenen Ergebnisse mit berücksichtigt worden, was in den entsprechenden Fällen kenntlich gemacht ist. Das regelmäßige Auftreten starker *Phaeocystis*-Blüten im MARSDIEP und die Tatsache laufender Forschung sowohl an Copepoden als auch an *Phaeocystis* durch Fachkollegen am NIOZ läßt dieses Institut als besonders geeignet für die durchgeführten Untersuchungen erscheinen.

3.1.2 Beschreibung des Untersuchungsgebietes

Das zwischen der westlichsten niederländischen Watteninsel TEXEL und dem Festland gelegene MARSDIEP ist ein etwa 4 km breites und maximal 42 m tiefes Seegatt (siehe Abb. 44). Mit einem mittleren Wasseraustausch von 1 km³ pro Gezeit stellt es die bedeutendste Verbindung zwischen dem westlichen Wattenmeer und der Nordsee dar. Detaillierte Beschreibungen dieses Wattengebietes geben u.a. Postma (1954) und Ridderinkhoff (1988). Zwischen dem Südteil der Insel und der gegenüberliegenden Stadt DEN HELDER ist der Gezeitenstrom besonders stark, der maximale Flutstrom beträgt zur Springzeit gemittelt 2.3 m/s (Stroomatlas Waddenzee, westelijk

deel 1992) und sorgt für trübes und vollständig durchmisches Wasser. Bei niedrigem Wasserstand entlassen die IJsselmeer-Schleusen salzarmes Wasser ins Wattenmeer. Bei Flut strömt salzreiches Wasser durch das MARSDIEP ein, welches aus der niederländischen Küstenzone stammt. Hier sorgt die durch Gezeiten- und Windungleichheiten bedingte Restströmung von gemittelt 4.7 cm/s (Otto 1964) für einen Nettotransport des Wassers von Süden nach Norden.

3.1.3 Probennahme

Die Proben wurden vom Kopf der 15 m langen Institutsbrücke des NIOZ genommen (53°00.2'N, 04°47.6'E). Die Wassertiefe beträgt dort bei Hochwasser 4 m und nimmt seewärts rasch auf etwa 30 m zu. Untersuchungen haben gezeigt, daß Probennahmen von dort als repräsentativ für das MARSDIEP betrachtet werden können (Kuipers et al. 1990). Beginnend bei örtlichem Hochwasser, wurde durch Schöpfen mit 10-Liter-Eimern eine genau 20 Liter fassende Plastikflasche befüllt. Die in ihr gesammelte Schöpfprobe lief dann langsam durch ein in MARSDIEP-Wasser schwimmendes Filter, bestückt mit 300 µm Gaze. Das auf dem Filter zurückbleibende Plankton wurde durch vorsichtiges Spülen mit GF/C-filtrierte Seewasser auf einem kleinen Stück 200 µm-Gaze konzentriert. Das zum Spülen verwendete Wasser war auf die herrschende Seewassertemperatur gekühlt. Die Gazestücke mit dem Plankton wurden einzeln in Plastik-Petrischalen verpackt und sofort, noch auf der Brücke, über flüssigem Stickstoff in einem Dewar-Gefäß schockgefroren. Die gesamte Prozedur dauerte insgesamt etwa 30 Minuten (Filtrationsdauer ca. 10 Minuten) und sollte möglichst schonend gefangene und unbeschädigte Copepoden liefern. Es wurden in der Regel unabhängig nacheinander drei Wasserproben zu je 20 Litern genommen. So fielen die Probennahmen gemittelt auf den Zeitpunkt der Stromkenterung, welcher etwa eine halbe Stunde nach örtlichem Hochwasser liegt und zu welchem der Einfluß des Küstenwassers am stärksten ist. Die Filter wurden bei -24 °C tiefgefroren bewahrt und 2-4 Monate nach der Probennahme bearbeitet.

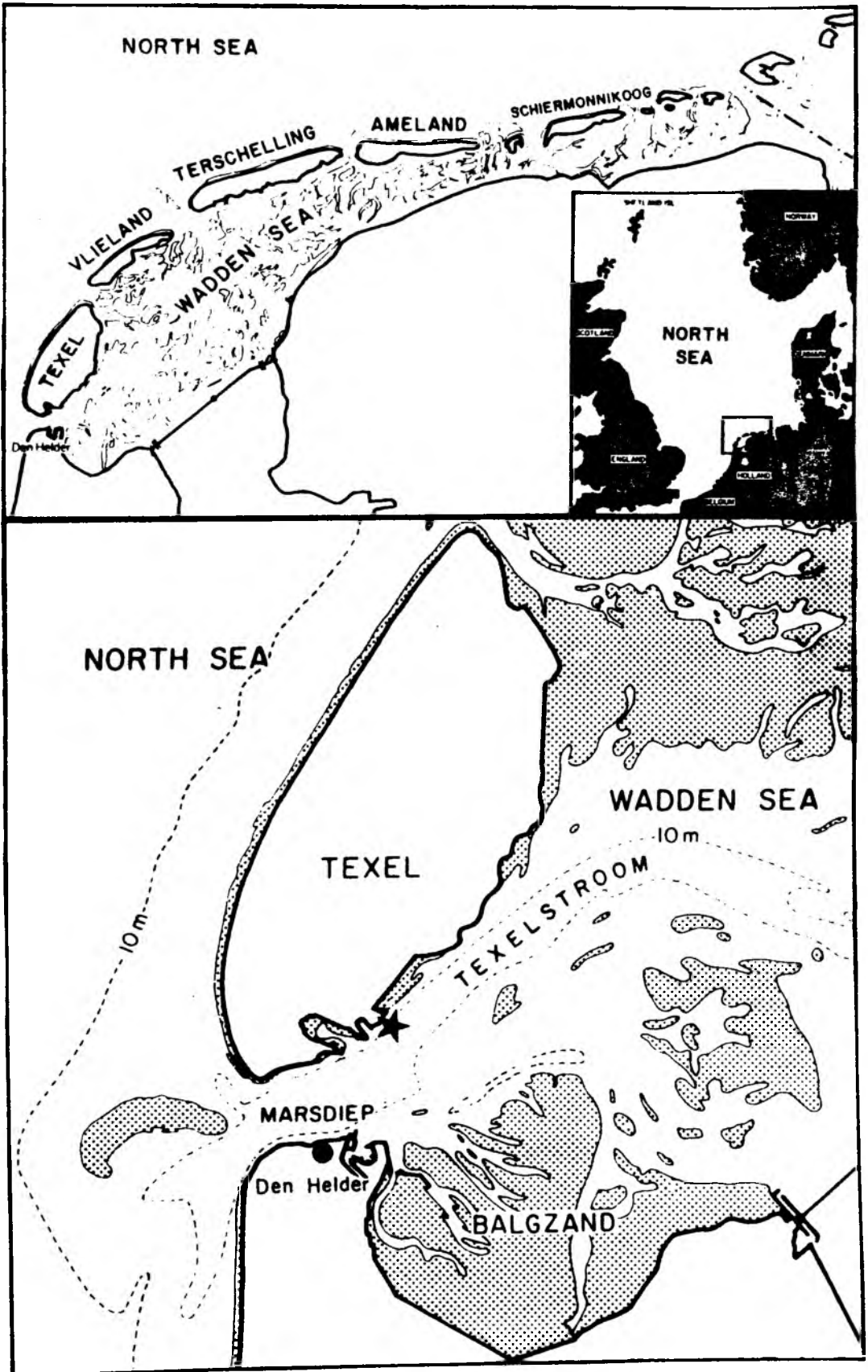


Abb. 44: Geografische Lage des MARSDIEP und der Ort der Probennahmen (*).

3.1.4 Zählung und Vermessung der Copepoden

Die Gazestücke wurden einzeln aufgetaut und die Copepoden unter dem Binokular mit Hilfe von an Pipettenspitzen geleimten Kaktusnadeln (Baars & Oosterhuis, 1985) herausgesammelt. Dann wurden zunächst Copepoden der Art *Temora longicornis* heraussortiert und diese in männliche Copepoden vom Entwicklungsstadium Copepodit 5 und 6 (C 5 + C 6), weibliche Copepoden (C 5 + C 6) und jüngere Copepoden (\leq C 4) geteilt. Dann wurden alle heraussortierten *T. longicornis* gezählt und unter dem Binokular bei maximaler Vergrößerung (42fach) die Cephalothoraxlängen gemessen und die Darmfluoreszenz bestimmt (siehe Abschnitt 3.1.5). Bei allen Handlungen wurde unnötige Lichtexposition der Copepoden vermieden und die verwendeten Gefäße mit Eiswasser gekühlt, um eventuellem Zerfall der zu messenden Pigmente vorzubeugen. Danach wurden alle übrigen Copepoden bestimmt und gezählt.

3.1.5 Bestimmung der Darmfluoreszenz

Die zur Darmfluoreszenz-Bestimmung heraussortierten *Temora* wurden zunächst durch fünfmaliges Spülen mit GF/F-filtrierte 5°C kaltem Seewasser gewaschen, um außen anhaftendes Phytoplankton zu entfernen. Danach wurden die Copepoden unter dem Binokular begutachtet und nur die unbeschädigten Exemplare weiterverarbeitet. Diese wurden dann in 5 ml 5°C kaltem Aceton mit einem "Potter-grinder" 20 Sekunden lang homogenisiert. Vorexperimente ergaben höchste Fluoreszenz-Werte bei dieser Dauer in Kombination mit kaltem Aceton. Um eine vollständige Extraktion zu sichern, wurden die Homogenisate noch zwei Stunden in den Kühlschrank (5°C) gestellt und mehrfach von Hand geschüttelt. Dann wurden die Homogenisate durch auf Injektionsspritzen montierte GF/F-Filter gepreßt und die Pigmentgehalte in den klaren Extrakten gemessen. Hierzu diente ein besonders empfindliches Spektralfluorometer (Hitachi F 2000). Der Chl-a-Gehalt wurde nach der Methode von Holm-Hansen et al. (1965) bei der Anregungswellenlänge 425 nm und der Wellenlänge maximaler Fluoreszenz von 673 nm bestimmt. Der Gesamtgehalt von Chl-a und Phaeopigmenten wurde aus den angesäuerten Extrakten bei der Anregungswellenlänge 410 nm gemessen.

Letztere Messungen wurden zur Umrechnung in Chl-a-Äquivalente benutzt, während die Chl-a-Messungen zur Kontrolle möglicher Verunreinigungen durch eventuelles mangelhaftes Spülen der Copepoden dienten. Der Chl-a-Anteil war jedoch in allen Bestimmungen vernachlässigbar gering. Eine Kalibrierung der beiden Methoden erfolgte mit Pigmenten bekannter Konzentrationen, gewonnen mit Hilfe hochauflösender Flüssigkeitschromatographie (HPLC).

3.1.6 Aufarbeitung der Daten

Die aus den quantitativen Proben stammenden Copepodenanzahlen wurden in Konzentrationen umgerechnet. Die Längenmessungen wurden über Längen-Gewichtsbeziehungen für *T. longicornis*, ermittelt bei 15°C und optimaler Fütterung, nach Klein Breteler & Gonzalez (1988) in aschefreies Trockengewicht (AFTW) verwandelt: $\log W = 3.0640 \cdot \log L - 7.6958$, mit W als aschefreiem Trockengewicht in [μg AFTW] und L als Cephalothoraxlänge in [μm]. Durch Multiplikation der Gewichte mit den Faktoren 1, 0.81 und 0.95 wurde den Gewichtsunterschieden zwischen Copepoditen, adulten Männchen und Weibchen Rechnung getragen (Klein Breteler, pers. Mitt.). Für die Umrechnung in Kohlenstoffgehalte wurde ein 40%iger Anteil am Trockengewicht angenommen (Omori 1969).

Der Empfehlung von Baars & Oosterhuis (1984) folgend, wurden die Fluoreszenz-Messungen nicht mit Hintergrundsfluoreszenz durch Copepodengewebe korrigiert. Dies bestätigen auch eigene Messungen an zwei und mehr Stunden gehungerten *T. longicornis*, deren Fluoreszenz als vernachlässigbar gering bestimmt wurde. Die in Chlorophyll-a-Gewichtsäquivalenten ausgedrückten Darmfluoreszenzen wurden durch Multiplikation mit Darmpassageraten in Freßraten verwandelt. Hierbei fand die von Dam & Peterson (1988) für *T. longicornis* gefundene Beziehung zwischen Darmpassagerate (K) und Temperatur (T) Verwendung: $K = 0.0119 + 0.001904 \cdot T$, mit K als Darmpassagerate in [min^{-1}] und T als Temperatur zur Fangzeit in [°C].

3.2 Ergebnisse

3.2.1 Entwicklung der Copepoden

Im Zeitraum vom 30. März bis zum 17. April 1990 war die Copepoden-Konzentration gering: Die Abundanz der Copepoden größer 300 µm schwankte zwischen 80 und 1700 Ind./m³ (siehe Abb. 45). Im zweiten Abschnitt des Untersuchungszeitraumes fanden sich höhere Copepoden-Konzentrationen von 2100 bis 5300 Ind./m³. Generell war *Temora longicornis* die dominante Copepodenart, welche im Mittel 80% von der totalen Copepodenzahl ausmachte. Die übrigen Copepoden, welche vorwiegend der Art *Pseudocalanus elongatus* angehörten, erreichten im Mai die höchsten Dichten und stellten hier auch einen größeren Anteil an der totalen Copepodenzahl. Aufgrund der Größenverhältnisse der Copepoden kann davon ausgegangen werden, daß *Temora* auch den größten Anteil an der gesamten Biomasse der Copepoden stellte (siehe auch Abschnitt 2.3.3).

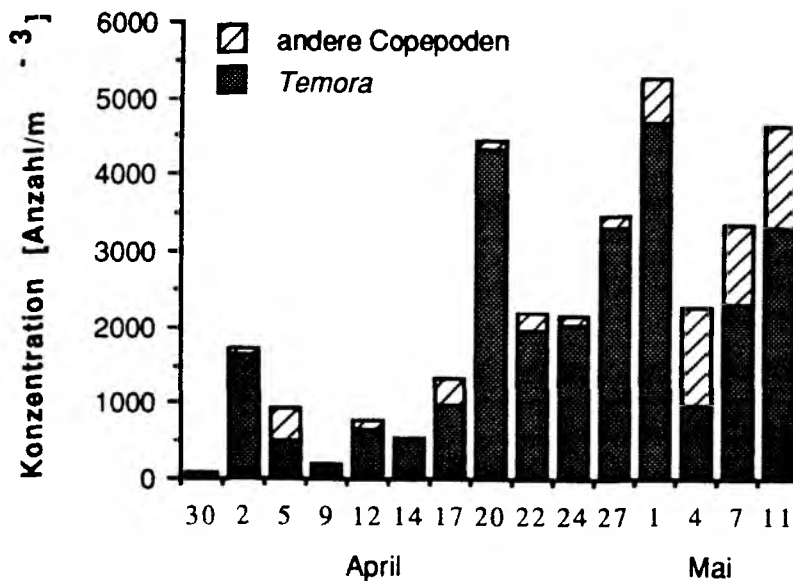


Abb. 45: Abundanz von *Temora longicornis* und der übrigen Copepodenarten im MARSDIEP im Frühjahr 1990. Mittlere Konzentrationen aller Stadien der Fraktion >300 µm.

3.2.2 Wachstum von *Temora longicornis*

Aus der Zunahme der *Temora*-Biomasse im April wurde eine Abschätzung der Wachstumsrate vorgenommen. Dieser Abschätzung liegt die Annahme zugrunde, daß der Biomassenzuwachs in den älteren Copepoditstadien das Nettowachstum, d.h. das Wachstum minus der Mortalität, widerspiegelt. Ferner wurde für den Zeitraum April exponentielles Wachstum angenommen:

$$B_t = B_0 \cdot e^{(P/B - m) \cdot t}$$

mit B_0 , B_t : Biomasse zu Beginn des Untersuchungszeitraumes ($t=0h$) und am Ende nach t Tagen,

P/B : Wachstumsrate als Quotient von Produktion und Biomasse sowie m : Mortalität.

Sowohl für die weiblichen (1) als auch für die männlichen Copepodite (2) ergaben sich statistisch signifikante exponentielle Regressionen ($r_1^2 = 0.80$; $r_2^2 = 0.74$; $n_1, n_2 = 9$; $p_1, p_2 < 0.01$). Das P/B -Verhältnis ergab in beiden Fällen ein Wachstum von 15% /d (siehe Abb. 46).

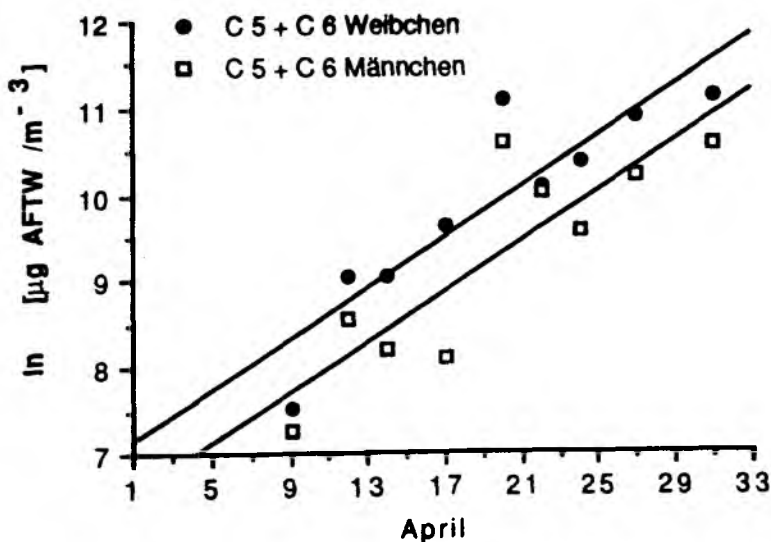


Abb. 46: Biomasse von männlichen und weiblichen *Temora longicornis* (C 5 + C 6) im MARSDIEP im April 1990. Zeitlicher Verlauf der Konzentration an aschefreiem Trockengewicht (AFTW) in halbblologarithmischer Darstellung.

3.2.3 Darm-Pigmentgehalt von *Temora longicornis* im Vergleich zur Phytoplanktonentwicklung

Die Darmfluoreszenz-Messungen zeigten bei allen drei *Temora*-Fraktionen (C 5 + C 6 Weibchen, C 5 + C 6 Männchen, jüngere Copepoditstadien \leq C 4) einen ähnlichen Verlauf: einen relativ hohen Pigmentgehalt vom 30. März bis zum 12. April, einen niedrigen Pigmentgehalt in der zweiten April-Hälfte und wiederum relativ höhere Werte bei den im Mai gefangenen Copepoden (siehe Abb. 47). Dabei war der Pigmentgehalt in den Därmen der Weibchen höher, verglichen mit dem der Männchen, und die niedrigsten Werte fanden sich bei den jüngeren Copepoditen (\leq C 4).

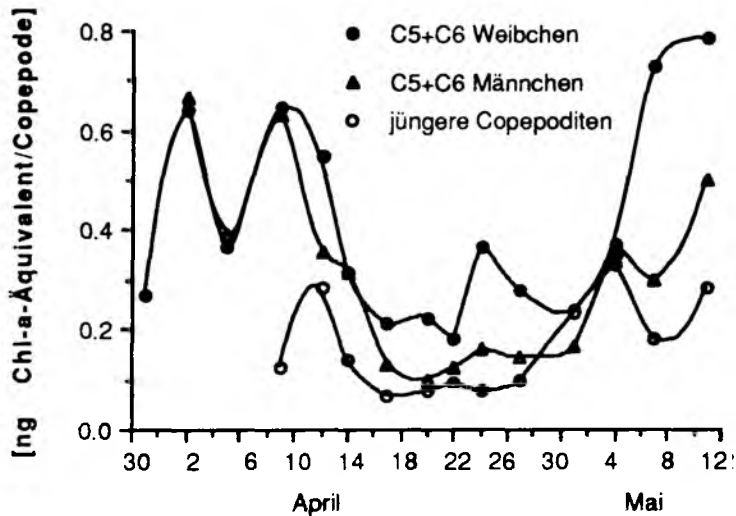


Abb. 47: Darm-Pigmentgehalt von *Temora longicornis* im MARSDIEP im Frühjahr 1990 aus Darmfluoreszenz-Messungen. Mittlere Pigmentkonzentration für weibliche (C 5 + C 6), männliche (C 5 + C 6) sowie jüngere Copepoditen (\leq C 4) der Fraktion $>300 \mu\text{m}$.

Bezogen auf das Gewicht der Copepoden ergaben sich jedoch nur geringe Unterschiede in den Darm-Pigmentgehalten zwischen den drei Geschlechts-/Größenfraktionen von *Temora*, mit den höchsten Werten bei den jüngeren Stadien (siehe Abb. 48). Die gewichtsspezifischen Pigmentgehalte zeigten einen ähnlichen zeitlichen Verlauf wie die nicht auf das Copepodengewicht bezogenen Werte, mit besonders geringen Werten in der Zeit zwischen dem 14. und 27. April.

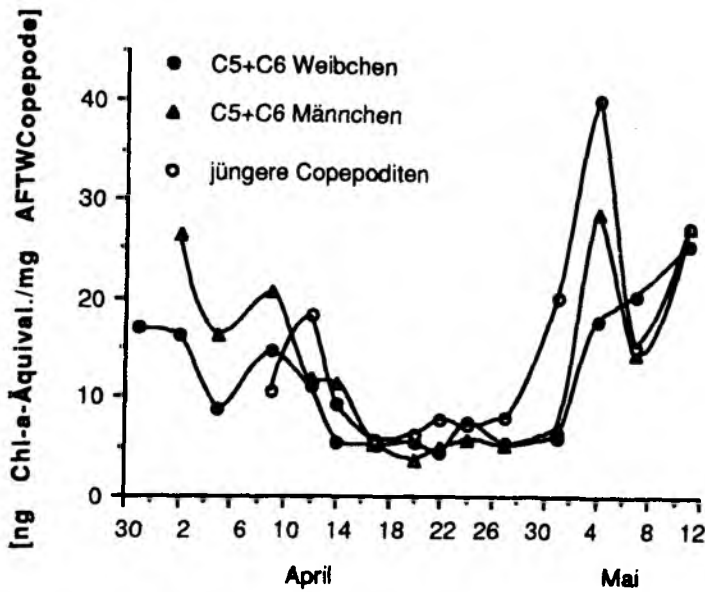


Abb. 48: Gewichtsspezifische Darm-Pigmentgehalte von *Temora longicornis* im MARS DIEP im Frühjahr 1990 aus Darmfluoreszenz-Messungen. Mittlere Pigmentkonzentration für weibliche (C 5 + C 6), männliche (C 5 + C 6) sowie jüngere Copepoditen (\leq C 4) der Fraktion $>300 \mu\text{m}$.

Vergleicht man den Verlauf der Darm-Pigmentgehalte mit der Entwicklung des Phytoplanktons im MARS DIEP (siehe Abb. 49), so ist zu sehen, daß der Pigmentgehalt in den Copepoden nicht dem Verlauf des Chlorophyll-*a*-Gehaltes im Wasser folgte. Vielmehr läßt sich ein negativer Zusammenhang zwischen dem Darm-Pigmentgehalt und der *Phaeocystis*-Blüte erkennen. Die relativ hohen Darm-Pigmentgehalte wurden vor und nach der *Phaeocystis*-Blüte gemessen, zu Zeiten, in denen die *Phaeocystis*-Zellkonzentration relativ gering war (siehe Abb. 49 und Cadée & Hegemann 1991) und die Phytoplankton-Gemeinschaft von Diatomeen dominiert war (Hansen & van Boekel 1991). In der durch *Phaeocystis*-dominierten Periode (siehe Abb. 50), im besonderen zur Zeit der maximalen Zellkonzentration und in der anschließenden Phase des Zusammenbruchs der *Phaeocystis*-Blüte, waren die Pigmentgehalte in den Därmen von *Temora* minimal.

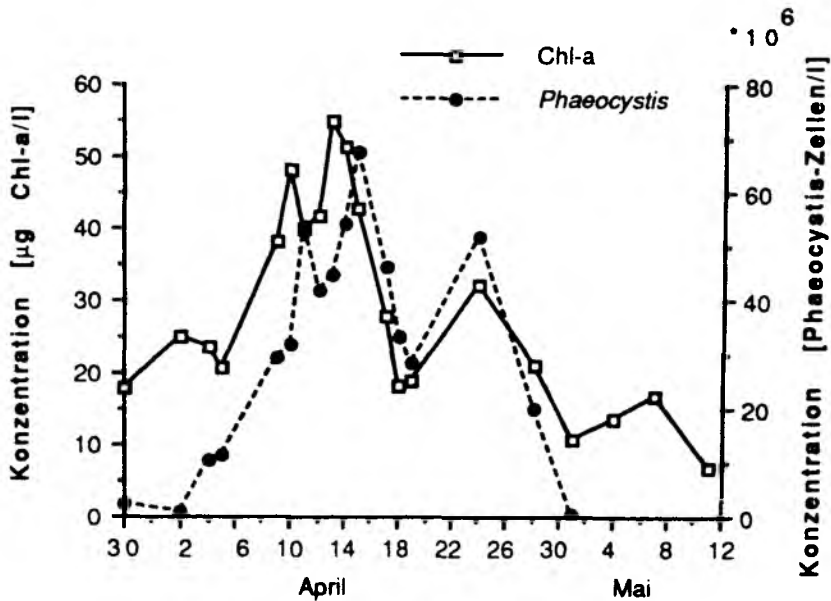


Abb. 49: Chlorophyll-*a*- und *Phaeocystis*-Zellkonzentrationen im Verlauf der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte 1990 im MARSDIEP.

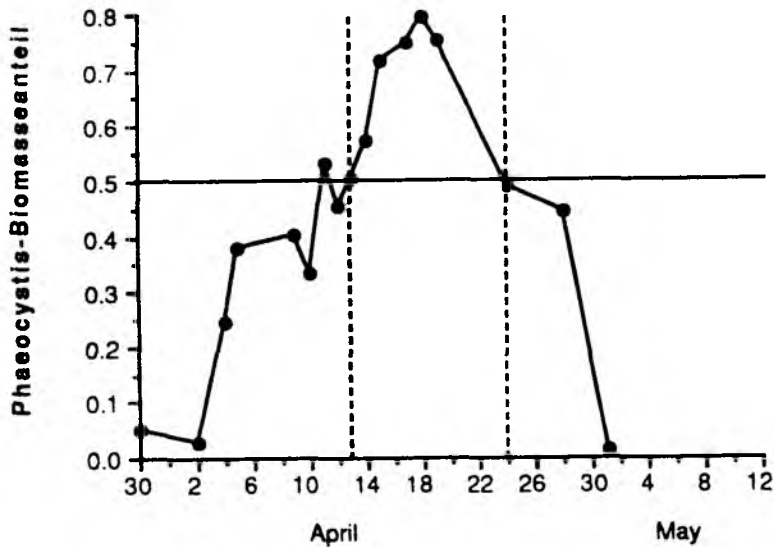


Abb. 50: *Phaeocystis*-Anteil am gesamten Phytoplankton-Biovolumen im Verlauf der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte 1990 im MARSDIEP. Die vertikalen Linien zeigen den Zeitraum an, in welchem *Phaeocystis* dominierte.

3.2.4 Phytoplankton-Grazing durch *Temora longicornis* im Verlauf der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte 1990

Die über die Darmfluoreszenz-Messungen ermittelten Pigmentgehalte wurden mit Hilfe von errechneten, von der Temperatur abhängigen Darmpassagezeiten (siehe Abb. 51 und Abschnitt 3.1.6) in Ingestionsraten verwandelt. Der zeitliche Verlauf der Ingestionsraten gleicht dem Verlauf der Darm-Pigmentgehalte, doch sind die Ingestionsraten am Ende des Untersuchungszeitraumes relativ höher (siehe Abb. 52). Letztere Tatsache ergibt sich rechnerisch aus den kürzeren Darmpassagezeiten, welche zu den höheren Umgebungstemperaturen gehören. Die maximale Ingestionsrate von weiblichen Copepoden (C 5 + C 6) betrug 43 ng Chl-a/(Ind. d). Während des Zeitraumes, in dem *Phaeocystis* dominierte, lagen die Ingestionsraten etwa 4fach niedriger.

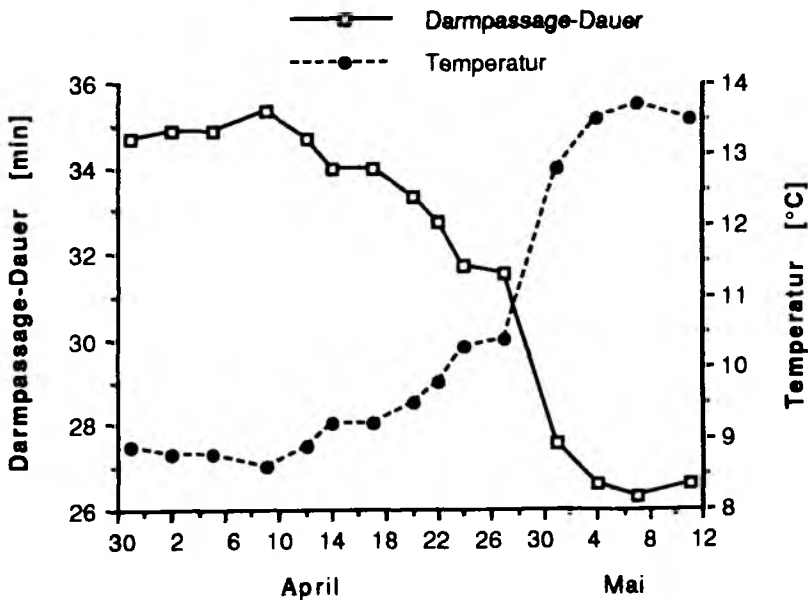


Abb. 51: Temperaturverlauf und daraus errechnete Darmpassagezeiten für *Temora longicornis* im MARS DIEP im Frühjahr 1990.

Die Ingestionsraten wurden auf das Copepodengewicht bezogen und der errechnete in-situ Wegfraß an Phytoplankton-Kohlenstoff der im Wasser vorkommenden Algenbiomasse ("standing stock") gegenübergestellt. Bei der Berechnung des Phytoplankton-Kohlenstoffs wurde von der Annahme ausgegangen, daß das Chl-a-Verhältnis

Phaeocystis/Diatomeen dem Biovolumen-Verhältnis *Phaeocystis*/Diatomeen in den Proben entspricht. Gemäß dem mittleren Biovolumen-Verhältnis und C/Chl-*a*-Gewichtsverhältnissen von 29 für *Phaeocystis* (Lancelot-van Beveren 1980) bzw. 25 für Diatomeen (Riemann et al. 1982) wurden für jeden Zeitabschnitt Umrechnungsfaktoren von Chl-*a* in Kohlenstoff berechnet.

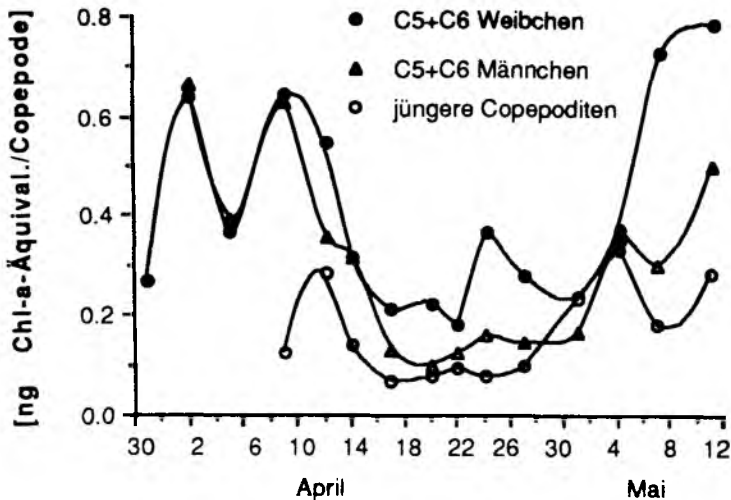


Abb. 52: Mittlere Ingestionsraten von weiblichen (C 5 + C 6), männlichen (C 5 + C 6) sowie jüngeren Copepoditen (\leq C 4) von *Temora longicornis* (Fraktion $>300 \mu\text{m}$) im MARS DIEP im Frühjahr 1990.

Der zwischen dem 30. März und 11. Mai ermittelte Wegfraß an Phytoplankton war generell sehr gering und betrug in der Einheit Kohlenstoff lediglich 2-7% des Copepodengewichts pro Tag (siehe Tab. 14). Auch der insgesamt durch *Temora*-Copepoden weggefressene Anteil der Phytoplanktonbiomasse war sehr gering. Dieser Anteil lag stets unter einem Prozent. Dieser Anteil betrug in dem Zeitabschnitt, in dem *Phaeocystis* dominierte, arithmetisch gemittelt nur 0.04 Prozent des "standing stock" und lag im letzten Zeitabschnitt, in dem sowohl die spezifischen Ingestionsraten als auch die *Temora*-Biomasse größer waren, eine Größenordnung darüber. Die Biomasse der übrigen Copepoden wurde nicht bestimmt. Aus einer im Frühjahr 1991 im MARS DIEP durchgeführten Untersuchung geht hervor, daß im Zeitraum 30. März - 11. Mai die *Temora*-Biomasse $79\% \pm 9\%$ von der Gesamt-

copepoden-Biomasse ausmachte (Fransz, pers. Mitt, siehe Abschnitt 2.3.3).

Zeitabschnitt	Copepoden-Stadien	Gewichtsspezif. Darm pigment-Gehalt	Darm-passage-dauer	Chl-a/C Verhältnis	Gewichtsspezif. Ingestionsrate	Copepoden Biomasse (<i>Temora</i>)	Totaler Wegfraß	Phyto-plankton Biomasse	Grazing-Druck
		ng Chl-a/ mg Cop. C	min	mg Chl-a/ mg C	%/d	mg C/m ³	mg Phyto. C/ (m ³ d)	mg C/m ³	%/d
30. März	weibl.	34.1	34.9	26.4	3.7	3.8	0.14		
bis	männl.	47.0	34.9	26.4	5.1	3.3	0.17		
12. April	Copepodit	36.2	34.9	26.4	3.9	0.9	0.04		
	Summe					8.1	0.35	842	0.04
14. April	weibl.	14.0	33.1	27.5	1.7	11.7	0.20		
bis	männl.	15.5	33.1	27.5	1.9	6.4	0.12		
24. April	Copepodit	18.1	33.1	27.5	2.2	2.6	0.06		
	Summe					20.7	0.38	969	0.04
27. April	weibl.	37.7	27.6	25.2	4.9	17.6	0.86		
bis	männl.	41.3	27.6	25.2	5.4	8.6	0.46		
11. Mai	Copepodit	55.5	27.6	25.2	7.3	3.0	0.22		
	Summe					29.1	1.54	345	0.45

Tab. 14: Grazing durch *Temora longicornis* (Copepoditstadien >300 µm) im Verlauf der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte 1990. Ingestionsraten und Biomassen vor, während und nach der durch *Phaeocystis* dominierten Periode.

Da die tägliche Phytoplankton-Produktion nur ein Bruchteil der Phytoplankton-Biomasse ausmacht (siehe Tab. 13), wird aus den Daten die Schlußfolgerung gezogen, daß der Grazing-Einfluß von *Temora longicornis* auf die Blütenentwicklung von *Phaeocystis* vernachlässigbar gering war.

3.3 Diskussion

3.3.1 Aussagekraft und Grenzen der verwendeten Methode

Die zum Studium von Grazing verwendete Methode der Darmfluoreszenz-Messung, wurde von Mackas & Bohrer (1976) eingeführt. Obwohl diese Methode sehr unspezifisch ist (Art des ingestierten Materials, Erkennung kausaler Zusammenhänge, siehe auch Abschnitt 2.3.1), wurde sie in den letzten 16 Jahren häufig benutzt. Dies mag daran liegen, daß sie erlaubt, Grazing bei minimaler Beeinflussung der Grazer zu studieren und zudem relativ einfach in ihrer Anwendung ist. Eine der Hauptannahmen der Darmfluoreszenz-Methode, der 100-prozentige Wiederfund des ingestierten Chl-a-Materials vorwiegend in Form fluoreszierender Abbauprodukte (vor allem Phaeophorbid-a und verschiedene Phaeophytine-a) gilt nicht uneingeschränkt. So fanden Gieskes et al. (1991) in 24-stündigen Inkubationsexperimenten mit *Temora longicornis* und *Thalassiosira eccentrica* variable Wiederfundraten zwischen 60% und 100%. Der Zerfall zu farblosen, nicht-fluoreszierenden Abbauverbindungen des Chl-a stand jedoch vermutlich mit mehrfacher Ingestion des Materials in Zusammenhang (Coprophagie). Eine weitere Fehlermöglichkeit, welche ebenfalls zur Unterschätzung abgeleiteter Freßraten führen würde, wäre die Assimilation von Pigmenten durch die Copepoden. Eine Fehlerabschätzung aufgrund dieser Prozesse ist sehr schwierig. So gehen die Berichte über solche Verluste von Chl-a-Derivaten weit auseinander und entsprechende Angaben divergieren zwischen 0% und 95% (z.B. Conover et al. 1986, Daggs & Walser 1987, Kiørboe & Tiselius 1987, Lopez et al. 1988). Eine mögliche Beeinflussung des Darm-Pigmentgehalts durch Fang und Bearbeitung der Copepoden (Morales et al. 1990) wurde durch schnellstmögliche Schockgefrierung des Fanges mit flüssigem Stickstoff sowie durch kurze Verarbeitungszeiten bei niedriger

Temperatur und Lichtintensität zu minimieren versucht.

Eine weitere Schwierigkeit liegt in der genauen Bestimmung der Darmpassagedauer (Baars & Helling 1985), deren Kenntnis für die Umrechnung der Darmfluoreszenzen in Ingestionsraten nötig ist. Diese Dauer ist außer von der Temperatur (Dagg & Wyman 1983, Dam & Peterson 1988) möglicherweise auch von anderen Faktoren abhängig, welche in der Regel nicht bekannt sind, wie der Ingestionsrate (Baars & Oosterhuis 1984, Murtaugh 1984) und der Art des ingestierten Materials (Nicolajsen et al. 1983, Head 1988), doch sind diesbezügliche Literaturangaben widersprüchlich (Morales et al. 1990). Penry & Frost (1990) weisen darauf hin, daß die der Methode zugrunde liegende Vorstellung eines kontinuierlich fressenden Copepoden mit konstanter Egestionsrate übersimplifiziert ist und zu Fehlbestimmungen führen kann.

Trotz der mit der Darmfluoreszenz-Methode verknüpften Schwierigkeiten haben vergleichende Untersuchungen eine gute Übereinstimmung zwischen den mit dieser Methode gewonnenen Ergebnissen und denen aus Eiproduktionsraten sowie Abnahmen von Chl-a- bzw. Zellkonzentrationen in Inkubationsexperimenten gezeigt (Kiørboe et al. 1985b, Peterson et al. 1990). Eine gewisse Vorsicht betreffs der absoluten Höhe der Ingestionsraten erscheint auch hier angebracht. Zumindest für die Erkennung relativer Unterschiede in-situ wie Tag/Nacht-Rhythmen oder saisonale Änderungen im Grazing kann diese Methode als nützliches Werkzeug betrachtet werden.

Tag/Nacht-Unterschiede im Grazing wurden in dieser Arbeit nicht untersucht. Mehrere Arbeiten weisen auf einen Tag/Nacht-Rhythmus in der Freßaktivität von Copepoden hin (z.B. Mackas & Bohrer 1976, Stearns 1986, Tiselius 1988), doch können solche Rhythmen auch fehlen (Baars & Oosterhuis 1984, Roman et al. 1988). Etwa 1.3-2fach höhere Darm-Pigmentgehalte (DP-Gehalte) in *Temora* während der Nacht im Vergleich zu DP-Gehalten am Tag, wie sie Baars & Fransz (1984) sowie Dam (1986) beobachteten, würden eine Unterschätzung der hier präsentierten, auf 24 Stunden bezogenen Freßraten bedeuten, da diese an am Tage gefangenen Tieren

ermittelt wurden. Es wurde mehrfach vorgeschlagen, daß die Lichtintensität ein wesentlicher Faktor für die Steuerung solcher Tag/Nacht-Rhythmen sei (z.B. Stearns 1986 und darin zitierte Arbeiten). Der von Baars & Fransz (1984) gefundene Tag/Nacht-Unterschied im Grazing bezieht sich auf *Temora* in der zentralen Nordsee. Das MARSDIEP hingegen ist im Vergleich dazu ein sehr trübes Meeresgebiet, besonders während der Frühjahrsblüte (Secchi-Tiefen im April 1990: 0.6-1.0 m, Cadée, pers. Mitt.), und die starken Gezeitenströme sorgen für eine bis in die Tiefe reichende Durchmischung des Plankton. Die Copepoden sind daher auch am Tage nur geringer Lichtintensität ausgesetzt und ein Tag/Nacht-Freßrhythmus ist möglicherweise entsprechend schwach ausgeprägt. Es wurde überprüft, ob eventuell eine Übereinstimmung zwischen dem Verlauf der Darm-Pigmentgehalte (DP-Werte) und den zugehörigen Probenahmezeiten besteht. Die Probennahmen erfolgten jeweils zur Hochwasserzeit zwischen 7 Uhr und 19 Uhr, mit der Folge einer regelmäßigen Verschiebung der Probennahmezeit zum Abend hin und drei Wechseln von Abend- zu Morgenprobennahmen (9.4., 24.4., 7.5.). Es ergab sich keine Übereinstimmung zwischen Änderungen im DP-Gehalt und der Probennahmezeit, aus deren Verschiebung sich der saisonalen Verlauf der DP-Werte nicht erklären ließe.

Auch unter der Annahme einer großen Unterschätzung der Ingestionsraten (z.B. um eine Größenordnung durch methodisch bedingten Pigmentverluste von $\approx 90\%$) bliebe es bei der gemachten Hauptaussage: Grazing durch den im Frühjahr dominanten Copepoden *Temora* an Phytoplankton ist während der *Phaeocystis*-dominierten Periode besonders gering und deren Effekt auf die Entwicklung der *Phaeocystis*-Blüte vernachlässigbar.

3.3.2 Vergleich und Interpretation der Ergebnisse

Die in der Untersuchungsperiode (21. 3 - 11. 5. 1990) gefundenen gemittelten Freßraten von täglich 1.7-7.3% des Körperkohlenstoffs der *Temora*-Copepoden entsprechen den in den Experimenten gefundenen Raten (maximal 5.2%/d). Berücksichtigt man jedoch die gegenüber der Freilandsituation wesentlich geringere Futterkon-

zentration in den Experimenten, so liegen die in-situ ermittelten Werte weit unter der bei Konzentrationen $\geq 250 \mu\text{g C/l}$ erwarteten maximalen Ingestionsrate von 44.8%/d (siehe Abschnitt 2.3.2). Ist auch nicht mit letzter Sicherheit auszuschließen, daß das Niveau der Freßraten aus methodischen Gründen insgesamt zu niedrig liegt, so bleibt doch die Beobachtung stark erniedrigter Darmfluoreszenzen und Ingestionsraten trotz höchster Phytoplanktonkonzentration während der Periode, in der *Phaeocystis* die Phytoplankton-Gemeinschaft dominierte. Erniedrigte Freßraten und einen Verlust des Tag-Nacht-Freßrhythmus bei *Temora* während einer *Phaeocystis*-Blüte vor der belgischen Küste fand auch Daro (1986). Bautista et al. (1992) untersuchten vor und während einer *Phaeocystis*-Blüte in den Küstengewässern vor Plymouth den Darm-Pigmentgehalt von Copepoden verschiedener Größenklassen. Die Pigmentgehalte der dort dominanten Copepoden *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus* und *Oithona* sp. waren ebenfalls niedriger während der *Phaeocystis*-Blüte als in der vorangehenden Periode.

Zur Abschätzung des *Temora*-Wachstums wurde davon ausgegangen, daß der beobachtete Biomassezuwachs in den älteren Copepoditstadien das mittlere Nettowachstum der *Temora*-Copepoditen widerspiegelt. Die in dieser Zeit beobachtete starke Zunahme der Biomasse von *Temora longicornis* steht in Übereinstimmung mit früheren Arbeiten zur Copepodenentwicklung im MARSDIEP-Gebiet (Fransz & van Arkel 1983, Kuipers et al. 1990), und Fransz (1976) beobachtete eine gleichartige und etwa gleichzeitige Frühjahrsentwicklung von *Temora* in verschiedenen Gebieten entlang der niederländischen Küste.

Unter der Annahme einer in-situ Mortalitätsrate von 10% pro Tag (z. B. Bossicart 1980, Bakker & van Rijswijk 1987), dem Ausschluß advektiver Transporte und einer Bruttowachstumseffizienz zwischen 17% (Harris & Paffenhöfer 1976a,b) und 35% (Berggren et al. 1988), würde die beobachtete Nettowachstumsrate von $P/B=15\%/d$ eine Futteraufnahme von 70-140% der Körperbiomasse am Tag erfordern. Diese Rate stimmt sehr gut mit den von Klein Breteler et al. (1990) in Wachstumsexperimenten mit *Temora*

longicornis bei optimalen Futterbedingungen ermittelten Ingestionsraten überein.

Die aus den Darmfluoreszenz-Werten errechneten spezifischen Ingestionsraten von 1.7%-2.2% während der *Phaeocystis*-Blüte reichen bei weitem nicht aus, das beobachtete Wachstum zu ermöglichen. Selbst unter der Annahme, daß alles ingestierte Chlorophyll-a *Phaeocystis*-Kolonien entstammt mit einem C/Chl-a-Verhältnis von 55 bis 245 (Lancelot et al. 1991) und deren Gallertsubstanz (Mucus) mit gleicher Wachstumseffizienz umgesetzt werden kann, was wegen des geringen Stickstoffgehaltes wahrscheinlich nicht der Fall ist (Paffenhöfer & van Sant 1985), bleibt eine beträchtliche Differenz zwischen benötigtem und ingestiertem (Chlorophyll-haltigen) Futter. Zur Erklärung dieser Differenz wird folgende Hypothese aufgestellt: Zumindest in dem Zeitabschnitt, in welchem *Phaeocystis* die Phytoplanktongemeinschaft dominierte, wechselte *Temora* ihre Futterquelle und ernährte sich vorwiegend von anderen Partikeln als von Algen. Als alternatives Futter werden zwei Hauptquellen in Betracht gezogen: zum einen Detritus, möglicherweise besiedelt von Bakterien, und zum anderen Mikrozooplankton.

Über die Menge und Zusammensetzung von Detritus im MARSDIEP gibt es bislang keine genauen Informationen. In der späteren Phase der *Phaeocystis*-Blüte dominieren die Flagellaten (van Boekel et al. 1992) und es treten große Mengen von zellfreien Kolonien (sogenannte "ghosts") und Koloniefragmenten (eigene Beobachtung) auf. Diese könnten u.a. von Bakterien besiedelt sein und Copepoden als Nahrungsquelle dienen. Estep et al. (1990) beobachteten in der Barentssee, daß Copepoden, im Gegensatz zu wachsenden Kolonien, alternde Kolonien ("unhealthy colonies") fressen, was möglicherweise auf das Fehlen einer das Grazing hemmenden Verbindung zurückzuführen ist. Mehrfach wurde in der Literatur auf die Bedeutung von Detritus als wichtige Quelle partikulären Kohlenstoffs im Meer und deren mögliche Nutzung als Nahrungsquelle durch Copepoden hingewiesen (z.B. Paffenhöfer & Strickland 1970, Poulet 1976, Lenz 1977, Roman 1984). Über die tatsächliche Nutzung von Detritus als Copepoden-Nahrung herrscht

jedoch Uneinigkeit (Paffenhöfer & van Sant 1985, Pechen-Finenko 1987 und darin zitierte Arbeiten).

Als zweite potentielle Nahrungsquelle kommt Mikrozooplankton in Frage. So wurde in der zweiten Aprilhälfte, der Periode minimaler Copepoden-Darmfluoreszenz bei gleichzeitig hohen, durch *Phaeocystis*-dominierten Phytoplankton-Konzentrationen, eine "Blüte" von Ciliaten im MARS DIEP beobachtet (van Boekel et al. 1992). Die Biomasse der Ciliaten überstieg dabei stets die Biomasse der Copepoden und erreichte Konzentrationen $>200 \mu\text{g C/l}$. Angesichts des hohen Wachstumspotentials von Ciliaten mit Verdoppelungsraten von $\approx 1-2/\text{d}$ (Heinbokel 1978, Stoecker et al. 1983, Dolan 1991) stünde den Copepoden eine zu ihrem Wachstum ausreichende Produktion von Ciliatenbiomasse zur Verfügung. Die Eignung von Protozoen als Nahrung für Copepoden ist inzwischen durch eine Reihe von Untersuchungen gut belegt worden (Stoecker & Capuzzo 1990 und darin zitierte Arbeiten, Nielsen & Kiørboe 1991). Dagegen läßt die biochemische Zusammensetzung von *Phaeocystis* annehmen, daß deren Nahrungsqualität vergleichsweise gering ist (Claustre et al. 1990). Es gibt deutliche Hinweise, daß die Grazing-Aktivität durch die Qualität des Futters beeinflußt wird (Cowles et al. 1988, Huntley et al. 1986, DeMott 1988, Estep et al. 1990, Støttrup & Jensen 1990 sowie Ergebnisse dieser Arbeit), welche möglicherweise chemosensorisch von den Copepoden erkannt werden kann (Poulet & Marsot 1978, van Alstyne 1986).

Temora longicornis ist wie viele andere calanoide Copepoden omnivor (z.B. Klein Breteler 1980, Daan et al. 1988) und in der Lage, von einer Futterart zu einer anderen zu wechseln (Poulet 1978). Experimentelle Grazing-Untersuchungen an anderen Copepoden ergaben höhere Freßraten an Ciliaten als an Phytoplankton (Stoecker & Sanders 1985, Ayukai 1987, Stoecker & Egloff 1987, Gifford & Dagg 1991). Wiadnyana & Rassoulzadegan (1989) beobachteten ein selektives Fressen der Ciliaten durch *Acartia clausi* und *Centropages hamatus* in Mischungen von Ciliaten mit Dinoflagellaten und Diatomeen. Es erscheint darum sehr gut möglich, daß sich *T. longicornis* während der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte carnivor von den zahlreich vorkommenden Ciliaten ernährte.

Admiraal & Venekamp (1986) beobachteten die Ingestion einzelner kolonialer *Phaeocystis*-Zellen durch Tintinniden, und Weiße & Scheffel-Möser (1990) identifizierten in einer Freiland-Studie Ciliaten und heterotrophe Dinoflagellaten als Hauptkonsumenten von *Phaeocystis*-Einzelzellen. Ein bedeutsamer Wegfraß dieser Grazer durch Copepoden könnte durch eine Verminderung des Gesamt-Grazingdruckes einen positiven Effekt auf die Entwicklung einer *Phaeocystis*-Blüte haben. Es erschien darum wichtig, das Freßverhalten von *Temora* und herbivorem Mikrozooplankton (Ciliaten bzw. heterotrophen Dinoflagellaten) in Mischungen mit *Phaeocystis*-Einzelzellen experimentell zu untersuchen.

4 TROPHISCHE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN *PHAEOCYSTIS*, PROTOZOEN UND *TEMORA LONGICORNIS*

4.1 Material und Methoden

4.1.1 Vorbemerkung

Der auf den Ergebnissen der MARSDIEP-Meßserie gegründeten Vermutung, daß *Temora longicornis* während der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte vorwiegend Mikrozooplankton frißt, wurde in Laboratoriumsexperimenten nachgegangen. Dabei wurde die folgende Arbeitshypothese überprüft: "In einer Mischung aus *Phaeocystis*-Einzelzellen, herbivorem Mikrozooplankton und *Temora*-Copepoden fressen die Copepoden selektiv das Mikrozooplankton und können so den Grazing-Druck auf *Phaeocystis* verringern". Hierzu wurden am 10. März und am 23. April 1992 in Zusammenarbeit mit Herrn M. Reckermann zwei Grazing-Experimente durchgeführt, in denen *Temora*-Weibchen (C 6) einerseits *Phaeocystis*-Einzelzellen und andererseits der Ciliat *Strombidinopsis acuminatum* (Experiment 1) bzw. der heterotrophe Dinoflagellat *Oxyrrhis marina* (Experiment 2) sowohl getrennt als auch in einer Mischung zum Fraß angeboten wurde. Ansätze mit *Phaeocystis* sowie einer Mischung aus *Phaeocystis* und Protozoen in den gleichen Konzentrationen wie in den Grazing-Ansätzen dienten als Kontrolle. Alle in den beiden Experimenten verwendeten Organismen entstammten Kulturen.

4.1.2 Kultivierung

Die in den Experimenten verwendeten nicht-axenischen *Phaeocystis* cf. *globosa* -Kulturen gehen auf eine Stammkultur zurück, welche uns freundlicherweise Herr W. van Boekel (Universität Groningen) zur Verfügung stellte. Diese enthielten stets nur freie Einzelzellen (vorwiegend Flagellaten) und wurden in Erlenmeyer-Glaskolben von 1000-3000 ml Fassungsvermögen bei 15°C gehältert. Die Kolben wurden mit ca. $100 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ aus Tageslicht-Leuchtstoffröhren von oben 16 Stunden pro Tag beleuchtet und einmal täglich von Hand leicht bewegt. Regelmäßiges Verdünnen mit

sterilem f/2-Medium (Guillard & Ryther 1962), welches die Zelldichten zwischen $1-7 \cdot 10^5$ Zellen/ml hielt, gewährte stetig und gut wachsende Kulturen (Generationszeit ca. 21 Stunden). *Strombidinopsis acuminatum* Fauré-Fremiet (Länge: 68-117 μm , maximale Breite: 48-58 μm) wurde aus dem Inneren von *Phaeocystis*-Kolonien isoliert. Die Kolonien entstammten einer Wasserprobe aus dem MARSDIEP, welche am 27. Mai 1991 mit einem 10-l-Eimer geschöpft wurde. Mit Hilfe eines Mikroskops ließ sich die Ingestion von *Phaeocystis*-Koloniezellen durch *Strombidinopsis* beobachten (siehe Foto 2).

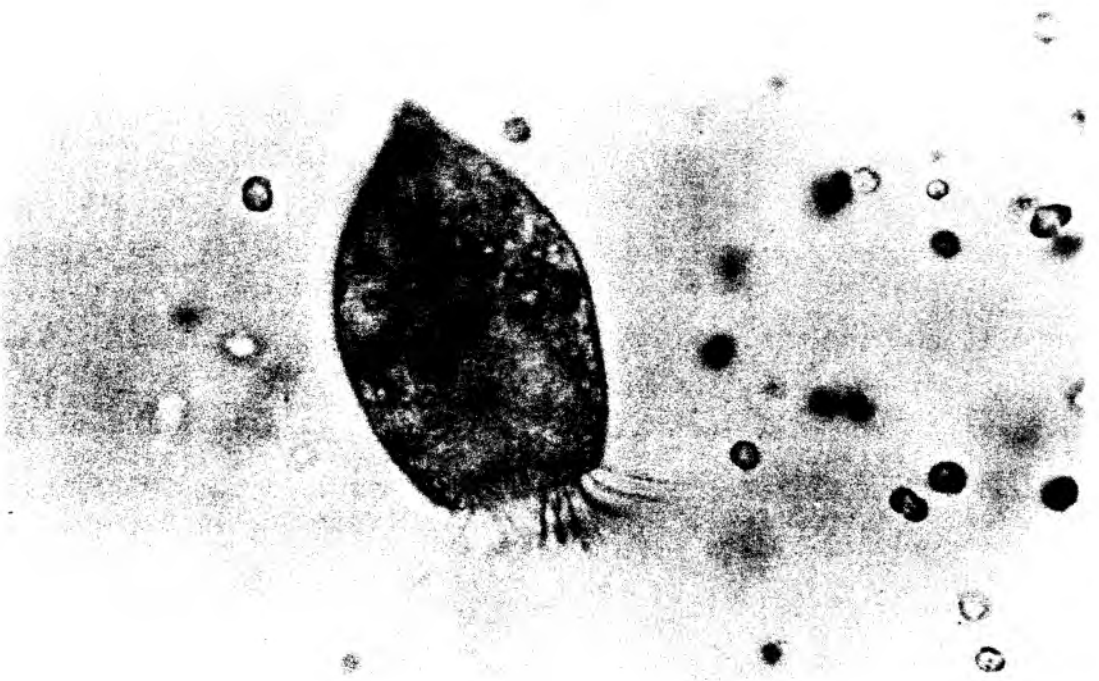


Foto 2: Der Ciliat *Strombidinopsis acuminatum* im Inneren einer *Phaeocystis*-Kolonie. Erkennbar sind die vom Ciliaten gefressenen *Phaeocystis*-Zellen, welche den umliegenden Koloniezellen gleichen.
Vergrößerung: ca. 600fach.)

Dieser Ciliat wurde zunächst in Batchkulturen bei 15°C (maximale Dichte 300 Zellen/ml, Generationszeit ≤ 26 Stunden) mit *Phaeocystis* oder *Isochrysis* als Futteralge gezüchtet. Später wuchs der Ciliat in einer kontinuierlichen Chemostat-Kultur mit *Isochrysis* als Futter (15°C). Die Alge wuchs getrennt von den

Ciliaten auf f/2-Medium. Die Ciliatensuspension befand sich in einem abgedunkelten 1 l-Glasgefäß, in das kontinuierlich einerseits Algensuspension, andererseits steriles Seewasser (MARSDIEP-Winterwasser) gepumpt wurde. Die Ciliaten lebten in einer Dichte von 25-75 Zellen/ml mit einer Generationszeit von 64 Stunden.

Eine Stammkultur von *Oxyrrhis marina* Dujardin (Länge: 17-35 µm, größte Breite: 10-15 µm) stellte uns Herr A. Whiteley (Plymouth Marine Laboratories, Großbritannien) freundlicherweise zur Verfügung. Dieser Dinoflagellat wurde in Batchkulturen bei 15°C mit *Isochrysis* als Futter kultiviert. Die Kulturen wurden 16 Stunden pro Tag mit $100 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ aus Tageslicht-Leuchtstoffröhren beleuchtet und enthielten 4700-5900 *Oxyrrhis* pro ml. Beide Protozoen wuchsen mit *Phaeocystis* als Futteralge, deren Aufnahme durch die Protozoen unter dem Fluoreszenz-Mikroskop beobachtet wurde, doch waren Wachstumsraten und maximal erreichte Zelldichten der Protozoen höher bei der Verwendung von *Isochrysis* als Futter. Die *Temora* entstammten einer kontinuierlichen Copepoden-Zucht von Herrn Dr. W. Klein Breteler und Frau N. Schogt, in welcher die Copepoden bei 15°C und einer Futter-Mischung aus *Isochrysis galbana* und *Rhodomonas* sp. aus kontinuierlichen Kulturen in der Anwesenheit von *Oxyrrhis marina* heranwachsen. Nähere Angaben hierzu finden sich bei Klein Breteler & Gonzalez (1986) und Klein Breteler et al. (1990).

4.1.3 Durchführung der Experimente

Die Grazing-Experimente mit den Protozoen waren in Art und Aufbau den 1988 und 1989 ausgeführten Experimenten ähnlich, welche im den Abschnitten 2.1.4-2.1.6) dieser Arbeit ausführlich beschrieben sind. An dieser Stelle sind vorwiegend davon abweichende Versuchsbedingungen und Besonderheiten genannt.

Zwei Tage vor Beginn des Experimentes wurden die Protozoen mit *Phaeocystis*-Einzelzellen gefüttert und 24 Stunden vor Beginn des Versuchs an die Versuchsbedingungen (Licht, Temperatur, *Phaeocystis*-Konzentration) adaptiert. Die Copepoden wurden ebenfalls 24 Stunden adaptiert. Sie erhielten zu Beginn der

Adaptationsphase eine den Anfangsbedingungen im Versuch entsprechende Mischung aus Protozoen und *Phaeocystis*. Der Versuch fand in 289 ml-Glasflaschen statt, welche, auf dem Drehinkubator montiert, sich mit 1 U/min drehten. Im Experiment wurden je drei Parallelen mit folgenden 4 Kombinationen von Organismen angesetzt:

- a. *Phaeocystis*
- b. *Phaeocystis* + Protozoen
- c. *Phaeocystis* + *Temora*
- d. *Phaeocystis* + Protozoen + *Temora*

Ansatz a. sollte die Wachstumsrate von *Phaeocystis* liefern, Ansatz b. die Wachstumsrate der Protozoen sowie in Kombination mit a. den Wegfraß von *Phaeocystis* durch Protozoen. In gleicher Weise sollte Ansatz c. den Wegfraß von *Phaeocystis* durch Copepoden liefern und d. in Kombination mit b. den Wegfraß von Protozoen durch *Temora* in Anwesenheit von *Phaeocystis* angeben. Die Konzentration der beiden Futterquellen für *Temora* wurde gleich groß gewählt und entsprach mit 200 µg C/l der Ciliatenbiomasse im MARSDIEP zur Zeit der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte 1990 (van Boekel et al. 1992). Die der gewählten Kohlenstoffkonzentration entsprechenden Zellkonzentrationen wurden über Zellvolumina-Messungen und Konversionsfaktoren ermittelt. Die Zellvolumina von *Phaeocystis* und Protozoen wurden mit Hilfe eines kalibrierten Coulter-Counters (ELZONE CELLOSCOPE, PARTICLE DATA INC.) bestimmt. Für die Umrechnung der Zellvolumina in Kohlenstoff wurden in beiden Fällen der Faktor 0.11 ng C/µm⁻³ benutzt (Strathmann 1967, Smetacek 1975).

Die Anfangskonzentrationen von *Phaeocystis* und Protozoen waren in den verschiedenen Kombinationen gleich groß. Um einerseits im Feld vorkommenden Copepodenkonzentrationen möglichst nahe zu kommen und "crowding"-Effekte zu minimieren, andererseits den Effekt individueller Unterschiede im Freßverhalten der Copepoden klein zu halten, wurde eine Konzentration von 5 Copepoden pro Flasche verwendet. Dies entspricht einer Konzentration von 17 Ind./l bzw. etwa 100 µg C/l.

Die Flaschen wurden bei 12°C 24 Stunden (Experiment 1) bzw. 18 Stunden (Experiment 2) inkubiert und dabei die ersten 12 Stunden mit $40 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ aus Tageslicht-Leuchtstoffröhren beleuchtet. Zu Beginn und am Ende der Experimente wurden die Zellvolumina sowie die Zellkonzentrationen der Algen und Protozoen in allen Ansätzen bestimmt. Die Zellvolumina wurden mit dem Coulter-Counter an unfixiertem Material bestimmt, die Zellzählungen erfolgten an LUGOL-fixiertem Material (Endkonzentration 2%). Beim Experiment mit *Strombidinopsis* (Experiment 1) wurden die Zellkonzentrationen von *Phaeocystis* mit einer Zählkammer (Haematocytometer: JESSEN ASSISTENT, Tiefe: 0.4 mm) bestimmt. Pro Flasche wurden mindestens 4 Unterproben und 700 Zellen gezählt. Die Zellkonzentrationen von *Strombidinopsis* wurden an mindestens 3 Unterproben je Flasche mit der Utermöhl-Technik (Kammervolumen: 13 ml) bestimmt, wobei jeweils die gesamte Fläche der Sedimentationskammer ausgezählt wurde. Beim Experiment mit *Oxyrrhis* wurden an mindestens 5 Unterproben pro Flasche alle Zellkonzentrationen mit dem Coulter-Counter bestimmt. Für 5 Unterproben wurden die *Phaeocystis*-Zellkonzentrationen sowohl mit dem Coulter-Counter (CC) als auch mit dem Haematocytometer (H) bestimmt. Es ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Ergebnissen der beiden Methoden: $58\,300 \pm 960$ Zellen/ml (CC) bzw. $58\,100 \pm 2500$ Zellen/ml (H). Um mögliche Verluste durch fixierungsbedingte Zelllysis abzuschätzen, wurden zu Beginn jedes Experimentes *Phaeocystis*- und Protozoen-Konzentrationen unfixiert sowie direkt nach 2%iger LUGOL-Fixierung mit dem Coulter-Counter bestimmt. Für *Phaeocystis* ergab sich ein Verlust von 4%, für beide Protozoen ein Verlust von 8%. Die Zellkonzentrationen wurden entsprechend diesen Verlusten korrigiert und mit den mittleren Zellvolumina sowie den oben genannten Konversionsfaktoren auf Kohlenstoff-Basis umgerechnet.

Von den Copepoden wurden die Cephalothorax-Längen gemessen und wie in Abschnitt 3.1.6 beschrieben, in Kohlenstoff-Biomasse umgerechnet. Sämtliche Raten-Berechnungen erfolgten mit den Formeln von Frost (1972), siehe Abschnitt 2.1.6.

4.2 Ergebnisse

Die Ergebnisse der beiden Grazing-Experimente mit dem Ciliaten und dem Dinoflagellaten ergaben das gleiche Bild. Der Konzentrationsunterschied zwischen den *Phaeocystis*-Kontrollen und den Grazing-Ansätzen mit *Temora* war gering, wohingegen sich eine starke Abnahme der Zellzahl in den Ansätzen mit den Protozoen zeigte (siehe Abb. 53 und 54). Dabei ist zu beachten, daß die Grazer-Biomasse in den *Temora*-Ansätzen nur etwa halb so groß wie in den Ansätzen mit den Protozoen war, jedoch noch eine Größenordnung über den im MARSDIEP zur Zeit der *Phaeocystis*-Blüte gefundenen Werten lag.

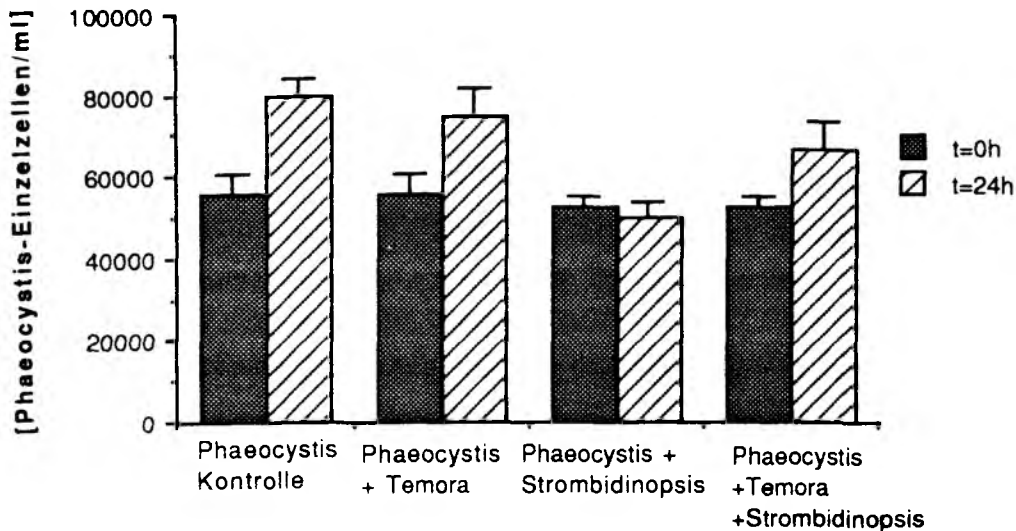


Abb. 53: Zellkonzentrationen von *Phaeocystis*-Einzelzellen zu Beginn (t=0h) sowie nach 24 Stunden Inkubation in Kontroll- und in Grazing-Ansätzen mit dem Copepoden *Temora longicornis* (C 6, Weibchen), dem Ciliaten *Strombidinopsis acuminatum* sowie mit einer Mischung von *Temora* und *Strombidinopsis*. Mittelwerte u. Standardabw. für n=3. (Versuchstemperatur: 12°C).

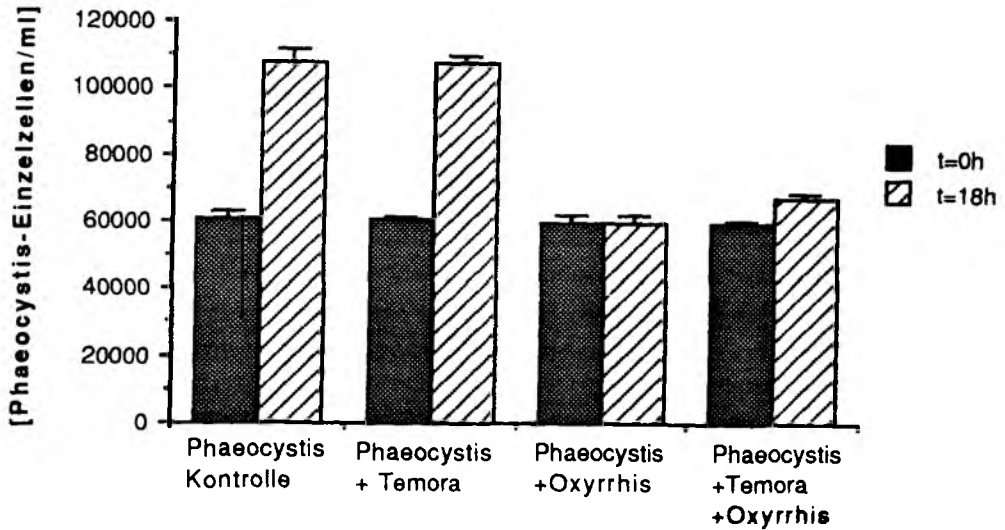


Abb. 54: Zellkonzentrationen von *Phaeocystis*-Einzelzellen zu Beginn ($t=0$) sowie nach 18 Stunden Inkubation in Kontroll- und in Grazing-Ansätzen mit dem Copepoden *Temora longicornis* (C 6, Weibchen), dem Flagellaten *Oxyrrhis marina* sowie mit einer Mischung von *Temora* und *Oxyrrhis*. Mittelwerte u. Standardabw. für $n=3$. (Versuchstemperatur: 12°C).

In beiden Experimenten ergab sich eine kleinere Reduktion der *Phaeocystis*-Konzentration im Kombinations-Ansatz mit *Temora* und Protozoen im Vergleich zum Ansatz mit Protozoen als alleinige Grazer. Dieses Ergebnis bedeutet eine Verminderung des gesamten Grazing-Drucks auf *Phaeocystis* durch die Anwesenheit von *Temora* (siehe auch Tab. 15), was in Übereinstimmung mit der genannten Arbeitshypothese ist (siehe Abschnitt 4.1.1). In beiden Experimenten ergab sich in den Kombinations-Ansätzen mit *Temora* eine deutliche Abnahme der Protozoen-Konzentration (siehe Abb. 55 und 56).

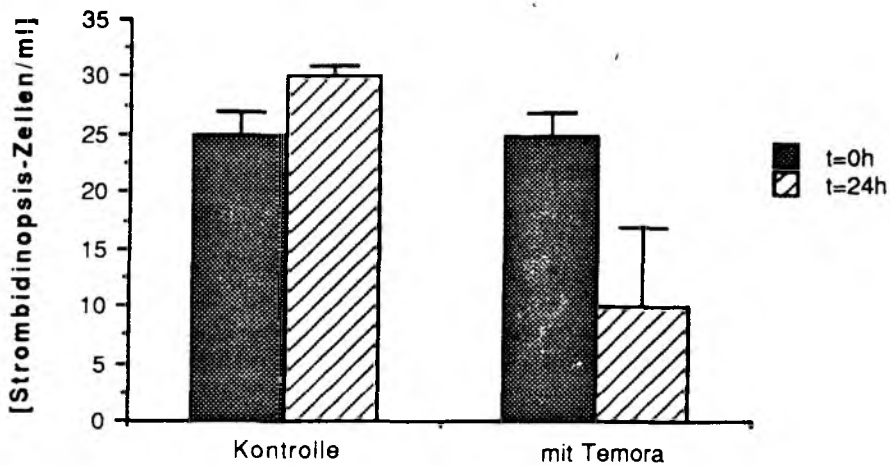


Abb. 55: *Strombidinopsis*-Zellkonzentrationen zu Beginn (t=0h) sowie nach 24 Stunden Inkubation in Kontroll- und in Grazing-Ansätzen mit dem Copepoden *Temora longicornis* (C 6, Weibchen), Versuchsbedingungen siehe Abb. 53. Mittelwerte u. Standardabw. für n=3.

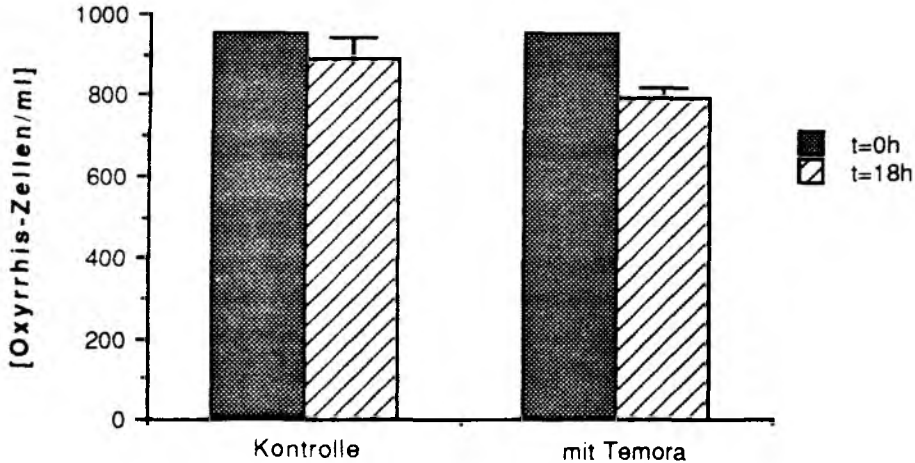


Abb. 56: *Oxyrrhis*-Zellkonzentrationen zu Beginn (t=0h) sowie nach 18 Stunden Inkubation in Kontroll- und in Grazing-Ansätzen mit dem Copepoden *Temora longicornis* (C 6, Weibchen), Versuchsbedingungen siehe Abb. 54. Mittelwerte u. Standardabw. für n=3.

Eine weitere Bestätigung dieser Hypothese ergibt sich aus den Ingestionsraten. Bei gleichgroßen Futterkonzentrationen (in $\mu\text{g C/l}$) fraßen die *Temora*-Copepoden über 10mal mehr Protozoen- als *Phaeocystis*-Biomasse. Unter der Annahme, daß die spezifischen Ingestionsraten der Protozoen im Kombinations-Ansatz

mit *Temora* genau so groß waren wie im Ansatz mit *Phaeocystis* allein, läßt sich errechnen, wie groß der potentielle *Phaeocystis*-Wegfraß durch Protozoen im Kombinations-Ansatz war. Wie sich zeigte, läßt sich der beobachtete Wegfraß an *Phaeocystis* allein durch die Freßaktivität der Protozoen erklären, und es kann somit angenommen werden, daß *Temora* im Kombinations-Ansatz allein Protozoen gefressen hat. Die Ingestionsrate von *Oxyrrhis* an *Phaeocystis* war in den verschiedenen Ansätzen (b. & d.) etwa gleich groß. Im Falle von *Strombidinopsis* ergab sich eine deutlich kleinere Rate im Kombinations-Ansatz (siehe Tab. 15), wodurch sich eine zusätzliche Verminderung des Grazing-Druckes auf *Phaeocystis* ergab.

Tab. 15: Filtrations- und Ingestionsraten von *Temora* und den Protozoen *Oxyrrhis* und *Strombidinopsis* in zwei Experimenten (Nr. 1, Nr. 2) mit *Phaeocystis* in Einzelansätzen mit 2 Arten (E) und in Kombinationsansätzen mit 3 Arten (K): *Phaeocystis*, *Oxyrrhis* bzw. *Strombidinopsis* und *Temora*. (Versuchsbedingungen: siehe Abb. 53 und Abb. 54).

Grazer-Art	Nr./Art des Expe- riments	Futterart	Mittlere Grazer- Dichte Ind./ml	Mittlere Futter- Dichte Zellen/ml	Grazing- koeffizient 1/d	Filtra- tionsrate ml/(Ind./d)	Ingestions- rate Zellen/(Ind.d)	Gewichts- spezif. Ingestion [%]
<i>Strombidi-</i>	1/E	<i>Phaeocystis</i>	27 ± 1	51300±1800	0.416±0.074	0.02± 0.01	778± 118	34 ± 5
<i>nopsis</i>	1/K	<i>Phaeocystis</i>	16 ± 5	59200±3300	0.135±0.110	0.01± 0.01	486± 252	21 ± 11
<i>Temora</i>	1/E	<i>Phaeocystis</i>	*18 ± 2	64700±3000	0.066±0.091	3.66± 5.30	226000±325000	18 ± 27
<i>Temora</i>	1/K	<i>Strombidin.</i>	*14 ± 6	16± 5	1.300±0.707	92.44±21.60	1410± 350	276 ± 61
<i>Oxyrrhis</i>	2/E	<i>Phaeocystis</i>	922 ± 26	59800±1100	0.766±0.047	0.001±0	50± 2	66 ± 3
<i>Oxyrrhis</i>	2/K	<i>Phaeocystis</i>	797 ± 23	63600± 700	0.605±0.055	0.001±0	48± 3	65 ± 4
<i>Temora</i>	2/E	<i>Phaeocystis</i>	*17 ± 0	81900±1000	0.008±0.033	0.44±1.93	36000±159000	2 ± 14
<i>Temora</i>	2/K	<i>Oxyrrhis</i>	*18 ± 2	800± 23	0.390±0.048	20.67±2.92	16900± 1900	113 ± 16

5 ABSCHLUßDISKUSSION UND AUSBLICK

Vergleicht man die Ergebnisse der auf HELGOLAND durchgeführten Laborexperimente (Kapitel 2) mit denen der Feldstudie (Kapitel 3), so wird folgendes deutlich. Wohl ist es möglich, in Labor-experimenten potentielle Grazer zu identifizieren, deren Grazing-Verhalten vergleichend zu bestimmen und eine Abschätzung des Grazing-Druckes vorzunehmen, doch ist bei der Übertragung dieser Ergebnisse auf die Freilandsituation große Vorsicht angebracht. Darum erscheint es notwendig, die stets unter spezifischen und in der Regel artifiziellen Bedingungen erhaltenen Resultate in der komplexen Freilandsituation zu überprüfen. So ergaben die auf HELGOLAND durchgeführten Grazing-Experimente, daß *Temora longicornis* (besonders) gut *Phaeocystis* frißt, wohingegen die Freilandstudie zeigte, daß *Temora* die Alge *Phaeocystis* als Futter meidet.

Dieser augenscheinliche Widerspruch löst sich auf, wenn man annimmt, daß *Phaeocystis* zwar als Futterquelle dienen kann und dies im Falle des Fehlens "geeigneterer" Futtersorten auch tut, jedoch im Falle der Anwesenheit einer alternativen Futterquelle diese bevorzugt gefressen wird. Diese Sichtweise wird durch die Ergebnisse der zuletzt durchgeführten Grazing-Experimente (Kapitel 4) bekräftigt. Die Experimente unterstützen die aus der Freilandstudie hervorgegangene Hypothese: "In einer Mischung aus *Phaeocystis*-Einzelzellen, herbivorem Mikrozooplankton und *Temora*-Copepoden fressen die Copepoden selektiv das Mikrozooplankton und können so den Grazing-Druck auf *Phaeocystis* verringern".

Ein Beweis, daß sich *Temora* während der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte 1990 von Mikrozooplankton ernährte, ist damit jedoch noch nicht erbracht; so wurde die Frage, inwieweit Detritus als Nahrung gedient haben könnte, nicht näher untersucht. Die Ergebnisse dieser Arbeit, wie auch die Ergebnisse anderer Untersuchungen (siehe Abschnitt 3.3.3), lassen es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß Mikrozooplankton eine Nahrungsquelle der Copepoden darstellt. In diesem Fall würde der Grazing-Druck auf das Phytoplankton sowohl auf die kleine Größenfraktion der Algen (Nano- und kleinere Mikrophytoplankter), welche den Mikrozo-

planktern mit herbivorer Ernährungsweise (viele Ciliaten, z.B. Tintinniden) als Nahrung dient, als auch auf größeren Algen, die sonst in stärkerem Maße von den Copepoden gefressen würden, abnehmen. Auf diese Weise könnten Copepoden die Entwicklung von Phytoplanktonblüten wie der *Phaeocystis*-Blüte fördern, eventuell sogar erst ermöglichen. Ob Copepoden den Gesamt-Grazingdruck auf Algen vergrößern oder vermindern, wäre dann unter anderem auch von der Art und Menge alternativer Futterquellen abhängig.

Darum erscheint es mir bedeutsam, daß zukünftige Grazing-Untersuchungen auf dem Konzept eines komplexeren Nahrungsnetzes basieren (im Gegensatz zur traditionellen, linearen Futterkette: Phytoplankton -> Copepoden -> Fisch, Steele 1974), welches auch die mögliche Koppelung von Mesozooplankton an den "microbial loop" (Azam et al. 1983) berücksichtigt. Die Bedeutung der Qualität der Futterkomponenten und die Gefahr methodisch bedingter Artefakte bei Labor-Inkubationsexperimenten lassen experimentelle Untersuchungen mit natürlichem Seewasser, wie Einschluß und in-situ-Inkubation eines größeren natürlichen Wasserkörpers, sinnvoll erscheinen.

6 ZUSAMMENFASSUNG

1. Ziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung trophischer Beziehungen zwischen *Phaeocystis* und Nordsee-Zooplankton im Rahmen des EG-Projekts "Dynamics of *Phaeocystis* blooms in nutrient enriched coastal zones". Die Aufgabenstellung umfaßte das Herausfinden von Grazern, die Ermittlung von Freßraten an *Phaeocystis* sowie eine Abschätzung der Bedeutung des Grazing für die Entwicklung von *Phaeocystis*-Blüten.

2. Zwischen dem 6. April 1988 und dem 12. Oktober 1989 wurden an der Meeresstation der BIOLOGISCHEN ANSTALT HELGOLAND Grazing-Experimente mit Mesozooplankton aus dem Freiland und *Phaeocystis* cf. *globosa* - Kulturen durchgeführt. Dabei wurden 10 verschiedene Meroplankton- und 8 verschiedene Holoplankton-Arten in Inkubationsexperimenten im Labor auf ihr Grazing-Verhalten untersucht.

3. Grazing an *Phaeocystis* fand sich bei 5 Meroplankton - und 6 Holoplankton-Arten, welche den taxonomischen Gruppen Protozoa, Polychaeta, Copepoda, Cirripedia und Decapoda angehören.

4. Von den 5 getesteten calanoiden Copepodenarten fraßen 3 Arten signifikant ($p < 0.01$) an *Phaeocystis*: *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* und *Calanus finmarchicus*. Das Grazing durch *Pseudocalanus elongatus* war schwach und variabel ausgeprägt ($p = 0.05$); für *Acartia clausi* fand sich kein Grazing an *Phaeocystis*. Die höchsten Filtrationsraten wurden bei *Temora* und dem größeren Copepoden *Calanus* festgestellt. Die maximalen Ingestionsraten betrugen für *Temora* 32 ng Chl-a/(Ind. d) bei einer Algenkonzentration von 21 µg Chl-a/l und für *Calanus* 156 ng Chl-a/(Ind. d) bei 19 µg Chl-a/l).

5. Generell waren die Freßraten für Weibchen höher als für Männchen und für ältere Copepoditstadien höher als für jüngere. Die Copepoden fraßen *Phaeocystis* im gesamten angebotenen Größenbereich (generell 4 µm - 500 µm ESD), doch zeigten sie eine Bevorzugung der Kolonien. Weibchen von *Temora* und *Calanus* fraßen selektiv an größeren Kolonien (ESD >100 µm). Unterschiede in der

Freßaktivität bezüglich 3 verschiedener *Phaeocystis*-Kulturen weisen darauf hin, daß die Qualität der Algen für das Grazing-Verhalten bedeutsam ist.

6. Aufgrund der starken negativen Korrelation der Freßraten mit der Grazer-Dichte sowie der mehrfach beobachteten Stimulation des Algenwachstums durch die Anwesenheit der Zooplankter (negative Grazing-Raten) wurden die ermittelten Freßraten als Minimum-Schätzwerte natürlicher Raten interpretiert. Es erschien unsicher, inwieweit sich die Laborergebnisse auf die Freiland-situation übertragen ließen.

7. In einer Freilandstudie im MARSDIEP (westliches niederländisches Wattenmeer) wurden Vorkommen von Copepoden, Biomassen-entwicklung sowie Phytoplankton-Ingestionsraten (Darmfluoreszenz-Messungen) von *Temora longicornis* im Verlauf einer *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte untersucht.

8. Die Copepoden-Gemeinschaft wurde von *Temora* dominiert, der im Mittel 80% der Individuendichte ausmachte. Im Verlauf der *Phaeocystis*-Blüte nahm die *Temora*-Biomasse stark zu. Für sie wurde eine Wachstumsrate von täglich 25% errechnet. Die zu diesem Wachstum nötige Ingestionsrate wurde auf 70-140% des Körperkohlenstoffgehalts der Copepoden geschätzt.

9. Die Darm-Pigmentgehalte der Weibchen (C 5 + C 6) waren höher als die der Männchen (C 5 + C 6) und diese höher als die jüngerer Copepoditstadien (\leq C 4), bezogen auf das Copepodengewicht waren die Pigmentgehalte jedoch ungefähr gleich groß. Der saisonale Verlauf der Darm-Pigmentgehalte entsprach nicht dem Verlauf des Chlorophyll-*a*-Gehaltes im MARSDIEP, sondern war negativ korreliert mit dem Anteil von *Phaeocystis* an der Phytoplankton-Biomasse. Daraus abgeleitete Ingestionsraten waren niedrig (maximal 7% des Körperkohlenstoffs) mit besonders geringen Werten (1-2% der Körperbiomasse) in der durch *Phaeocystis* dominierten Periode.

10. Der durch *Temora* weggefressene Anteil der Phytoplankton-Biomasse lag stets unter 1% pro Tag und wird im Bezug auf die Entwicklung der *Phaeocystis*-Frühjahrsblüte als vernachlässigbar gering erachtet.

11. Die Diskrepanz zwischen hohem Futterbedarf und niedriger Ingestionsrate von Phytoplankton durch *Temora* wurde dahingehend interpretiert, daß *Temora* zumindest während der Periode, in der *Phaeocystis* die Phytoplanktongemeinschaft dominierte, zu einer alternativen Futterquelle wechselte. Diese Quelle könnte eine in diesem Zeitabschnitt vorhandene Ciliaten-Blüte gewesen sein. Dies führte zu der Arbeitshypothese, daß *Temora* in einer Mischung von *Phaeocystis*-Einzelzellen und *Phaeocystis* fressenden Mikrozooplanktern selektiv das Mikrozooplankton frißt und durch Verminderung des totalen Grazing-Drucks auf *Phaeocystis* deren Entwicklung fördern kann.

12. Dieser Hypothese wurde in zwei Experimenten nachgegangen. Dabei wurden aus Kulturen stammende *Phaeocystis* cf. *globosa*, *Temora longicornis* und der heterotrophe Dinoflagellat *Oxyrrhis marina* bzw. der aus *Phaeocystis*-Kolonien aus dem Marsdiep isolierte Ciliat *Strombidinopsis acuminatum* gemeinsam in verschiedenen Kombinationen inkubiert.

13. Die Ergebnisse beider Experimente unterstützen die obengenannte Hypothese. *Temora* fraß stärker das Mikrozooplankton als *Phaeocystis*. Das Mikrozooplankton wiederum fraß stärker an *Phaeocystis* als *Temora*. In den Versuchsansätzen mit *Temora* und Mikrozooplankton war die Nettowachstumsrate von *Phaeocystis* höher als in den Ansätzen mit Mikrozooplankton ohne *Temora*.

14. Zusammengekommen ergaben die Untersuchungen dieser Arbeit das folgende Bild:

- *Phaeocystis* kann von Zooplankton gefressen werden. Einzelzellen werden von Mikrozooplanktern und auch von vielen Mesozooplanktern gefressen, Kolonien dagegen von Mesozooplanktern. Unter diesen bevorzugen Copepoden Kolonien gegenüber Einzelzellen.

- Die Freßraten sind jedoch niedrig, sowohl in Bezug auf den Energiebedarf der Copepoden als auch in Bezug auf Biomasse und Produktion von *Phaeocystis* in Blütensituationen. Copepoden nehmen daher offensichtlich keinen bedeutsamen (negativen) Einfluß auf die Entwicklung von *Phaeocystis*-Blüten.

- *Phaeocystis* scheint keine ideale Nahrungsquelle für Copepoden zu sein, und es ist wahrscheinlich, daß die Copepoden, sofern vorhanden, selektiv alternative Nahrungsquellen nutzen.

- Im Falle, daß herbivore Mikrozooplankter, die eine geeignete Nahrung für Copepoden bilden, diese alternative Nahrungsquelle darstellen, kann "Grazing" durch Copepoden sogar einen fördernden Einfluß auf *Phaeocystis*-Blüten haben.

7 LITERATUR

7.1 Bestimmungsliteratur

- Gurney, R. (1939). Bibliography of the larvae of Decapod Crustacea, Ray. Soc., London 125: 306 pp.
- Hannerz, L. (1961). Polychaeta: Larvae. Fiches d'identification du zooplankton. Sheet 91, Cons. Int. Explor. Mer.
- Klein Breteler, W.C.M. (1982). The life stages of four pelagic copepods (Copepoda: Calanoida), illustrated by a series of photographs. Netherlands Institute for Sea Research Publication series No. 6, 32 pp.
- Lang, W.H. (1980). Crustacea Cirripedia: Balanomorph nauplii of the NW Atlantic shores. Fiches d'identification du zooplankton. Sheet 163, Cons. Int. Explor. Mer.
- Lebour, M.V. (1928). The larval stages of the Plymouth Brachyura. Proc. Zool. Soc., London, Part 2: 473-560.
- Newell, G.E., Newell, N.C. (1977). A guide to marine plankton, 5th. edition. Hutchinson & Co., London, 244 pp.
- Nolte, W. (1936/1938). Annelidenlarven. Nord. Plankton 5 (23), A. Asher & Co., Amsterdam, pp. 59-282.
- Pike, R.B., Williamson, D.I. (1958). Crustacea: Decapoda: Larvae. Fiches d'identification du zooplankton. Sheet 81, Cons. Int. Explor. Mer.
- Pike, R.B., Williamson, D.I. (1972). Crustacea: Decapoda: Larvae. Fiches d'identification du zooplankton. Sheet 139. Cons. Int. Explor. Mer.
- Sars, G.O. (1903). An account of the crustacea of Norway. Copepoda Calanoida. Bergen Museum 4, 167 pp.
- Thorson, G. (1946). Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Danm. Fisk. Havundersøg., Ser. Plankton Bind 4 (1), C.A. Reitzels Forlag, Kopenhagen, 532 pp.
- Williamson, D.I. (1957). Crustacea: Decapoda: Larvae. Fiches d'identification du zooplankton. Sheet 67 u. 68, Cons. Int. Explor. Mer.

7.2 Zitierte Literatur

- Adler, G., Jespersen, P. (1920). Variations saisonnières chez quelques copépodes planktoniques marins. Medd. Komm. Havundersøg., KBK, Ser. Plankt. 2: 1-20.

- Admiraal, W., Venekamp, L.A.H. (1986). Significance of tintinnid grazing during blooms of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. *Neth. J. Sea Res.* 20: 61-66.
- Admiraal, W., Veldhuis, M.J.W. (1987). Determination of nucleosides and nucleotides in seawater by HPLC, application to the phosphatase activity of cultures of the alga *Phaeocystis pouchetii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36: 277-285.
- Anraku, M. (1964). Some technical problems encountered in quantitative studies of grazing and predation by marine planktonic copepods. *J. Oceanogr. Soc. Jap.* 20: 221-231.
- Anraku, M., Omori, M. (1963). Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouth parts of marine copepods. *Limnol. Oceanogr.* 8: 116-126.
- Antia, N.J., Harrison, P.J., Oliveira, L. (1991). The role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology and ecology. *Phycologia* 30(1): 1-89.
- Arashkevich, Y.G., Drits, A.V. (1984). Experimental feeding studies in copepods *Calanus helgolandicus* and *C. glacialis* at various food concentrations. *Oceanology* 24(2): 247-252.
- Atkinson, L.P., Paffenhöfer, G.-A., Dunstan, W.M. (1978). The chemical and biological effect of a Gulf Stream intrusion off St. Augustine, Florida. *Bull. mar. Sci.* 28(4): 667-679.
- Ayukai, T. (1987). Predation by *Acartia clausi* (Copepoda, Calanoida) on two species of tintinnids. *Mar. Microbial Food Webs.* 2: 45-52.
- Atlas, R.M., Bartha, R. (1987). S.M. Mautner (ed.), *Microbial Ecology: Fundamentals and applications*. Benjamin/Cummings Publ. Company, Menlo Park, California, 533 pp.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263.
- Baars, M.A., Fransz, H.G. (1984). Grazing pressure of copepods on the phytoplankton stock of the central North Sea. *Neth. J. Sea Res.* 18(1/2): 120-142.
- Baars, M.A., Helling, G.R. (1985). Methodical problems in the measurement of phytoplankton ingestion rate by gut fluorescence. *Hydrobiol. Bull.* 19: 81-88.

- Baars, M.A., Oosterhuis, S.S. (1984). Diurnal feeding rhythms in the North Sea copepods measured by gut fluorescence digestive enzyme activity and grazing on labelled food. *Neth. J. Sea Res.* 18(1/2): 97-119.
- Baars, M.A., Oosterhuis, S.S. (1985). Zooplankton grazing in natural water with high concentration of ^{14}C bi-carbonate: variable live controls and gut passage time. *Hydrobiol. Bull.* 19(1): 71-80.
- Bakker, C., van Rijswijk, P. (1987). Development time and growth rate of the marine calanoid copepod *Temora longicornis* as related to food conditions in the Oosterschelde Estuary (Southern North Sea). *Neth. J. Sea Res.* 21(2): 125-141.
- Bak, R.P.M., van Duyl, F.C., Nieuwland, G., Kop, A.J. (1991). Benthic heterotrophic nanoflagellates in North Sea field/mesocosm bottoms and their response to algal sedimentation. *Ophelia* 33(3): 187-196.
- Barnard, W.R., Meinrat, O.A., Iverson, R.L. (1984). Dimethyl-sulfide and *Phaeocystis pouchetii* in the southeastern Bering Sea. *Continental Shelf Res.* 3(2): 103-113.
- Barnes, R.D. (1982). *Invertebrate Zoology*. Holt-Saunders International Edition, Philadelphia, 1089 pp.
- Bartram, W.C. (1981). Experimental development of a model for the feeding of neritic copepods on phytoplankton. *J. Plankton Res.* 3: 25-51.
- Baumann, M.E.M., Lancelot, C., Brandini, F.P., Sakshaug, E., John, D.M. The taxonomic identity of the cosmopolitan prymnesiophyte *Phaeocystis*. *J. Mar. Syst.* (in prep.).
- Bautista, B., Harris, R.P., Tranter, P.R.G., Harbour, D. (1992). In-situ copepod feeding and grazing rates during a spring bloom dominated by *Phaeocystis* sp. in the English Channel. *J. Plankton Res.* 14 (5): 691-703.
- Bautista, B., Harris, R.P. (1992). Copepod gut contents, ingestion rates and grazing impact on phytoplankton in relation to size structure of zooplankton and phytoplankton during a spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 82: 41-50.
- Bätje, M., Michaelis, H. (1986). *Phaeocystis pouchetii* blooms in the east Frisian coastal waters (German Bight, North Sea). *Mar. Biol.* 93: 21-27.
- Berger, W., Smetacek, V., Wefer, G. (1989). *Productivity of the ocean: present and past*. Wiley & Sons, New York.
- Berggren, U., Hansen, B., Kiørboe, T. (1988). Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. *Mar. Biol.* 99: 341-352.

- Bossicart, M. (1980). Population dynamics of copepods in the Southern Bight of the North Sea (1977 - 1979), use of a multi cohort model to derive biological parameters. ICES CM 1980/L:24.
- Boyd, C.M. (1976). Selection of particle sizes by filter-feeding copepods: a plea for reason. *Limnol. Oceanogr.* 13: 675-678.
- Bradstock, M., MacKenzie, L. (1981). The Tasman Bay slime story. *Catch 8*: 29-30.
- Brockmann, U.H., Laane, R.W.P.M., Postma, H. (1990). Cycling of nutrient elements in the North Sea. *Neth. J. Sea Res.* 26 (2-4): 239-264.
- Brodsky, K.A. (1975). Phylogenie of the familiy Calanidae (Copepoda) on the basis of a comparative morphological analysis of its characters. In: Zvereva, Z.A. (ed.), *Geographical and seasonal variability of marine plankton*. Israel Program for Scientific Translations 1975, Jerusalem, pp. 1-127.
- Cadée, G.C. (1986a). Increased phytoplankton primary production in the Marsdiep area (Western Dutch Wadden Sea). *Neth. J. Sea Res.* 20(2/3): 285-290.
- Cadée, G.C. (1986b). Recurrent and changing seasonal patterns in phytoplankton of the westernmost inlet of the Dutch Wadden Sea from 1969 to 1985. *Mar. Biol.* 93: 281-289.
- Cadée, G.C. (1990). Increased bloom (Note). *Nature* 346: 418.
- Cadée, G.C., Hegemann, J. (1991). Historical phytoplankton data for the Marsdiep. *Hydrobiol. Bull.* 24(2): 111-119.
- Cadée, G.C., Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, P.O. Box 59, 1790 Den Burg, Nederlande.
- Claustre, H., Poulet, S.A., Williams, R., Marty, J.-C., Coombs, S., Ben Mlih, F., Hapette, A.M., Martin-Jezequel, V. (1990). A biochemical investigation of a *Phaeocystis* sp. bloom in the Irish Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 70: 197-207.
- Conover, R.J., Durvasula, R., Roy, S., Wang, R. (1986). Probable loss of chlorophyll-derived pigments during passage through the gut of zooplankton, and some of consequences. *Limnol. Oceanogr.* 31: 878- 887.
- Corkett, C.J., MacLaren, I.A. (1978). The biology of *Pseudocalanus*. *Adv. Mar. Biol.* 15: 1-231.
- Corner, E.D.S., Head, R.N., Kilvington, C.C., Marshall, S.M. (1974). On the nutrition and metabolism of zooplankton. IX. Studies relating to the nutrition of over-wintering *Calanus*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 54: 319-331.

- Cowles, T.J., Olson, R.J., Chisholm, S.W. (1988). Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality. *Mar. Biol.* 100: 41-49.
- Cushing, D.H. (1955). Production and a pelagic fishery. *Fishery Invest. Lond. Ser. II.* 18: 1-104.
- Daan, R., Gonzalez, S.R., Klein Breteler, W.C.M. (1988). Cannibalism in omnivorous calanoid copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 47: 45-54.
- Dacey, J.W.H., Wakeham, S.G. (1986). Oceanic dimethylsulfide: production during zooplankton grazing on phytoplankton. *Science* 233: 1314-1316.
- Dagg, M.J., Vidal, J., Whitley, T.E., Iverson, R.L., Goering, J.J., (1982). The feeding, respiration, and excretion of zooplankton in the Bering Sea during a spring bloom. *Deep-Sea Res.* 29(1A): 45-63.
- Dagg, M.J., Wyman, K.D. (1983). Natural ingestion rates of the copepods *Neocalanus plumchrus* and *N. cristatus* calculated from gut contents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13: 37-46.
- Dagg, M.J., Walser, W.E. (1987). Ingestion, gut passage, and egestion by the copepod *Neocalanus plumchrus* in the laboratory and in the subarctic Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 32: 178-188.
- Dam, H.G. (1986). Short-term feeding of *Temora longicornis* Müller in the laboratory and the field. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 99: 149-161.
- Dam, H.G., Peterson, W.T. (1988). The effect of temperature on the gut clearance rate constant of planctonic copepods. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 123: 1-14.
- Daro, M.H. (1980). Field study of the diel feeding of a population of *Calanus finmarchicus* at the end of a phytoplankton bloom FLEX'76 22 May - 5 June. 'Meteor' *Forsch-Ergebnisse, A. No.* 22: 123-132.
- Daro, M.H. (1986). Field study of the diel, selective and efficiency feeding of the marine copepod *Temora longicornis* in the Southern Bight of the North Sea. In: van Grieken, R., Wollast, R. (eds.), *Proc. of the conference "Progress in Belgian Oceanographic Research" Brussels 1985*, pp. 250-263.
- Deevey, G.B. (1960). Relative effects of temperature and food on seasonal variations in the length of marine copepods in some Eastern American and Western European waters. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 17: 54-86.
- DeMott, W.R. (1988). Discrimination between algae and detritus by freshwater and marine zooplankton. *Bull. Mar. Sci.* 43(3): 486-499.

- Dolan, J.R. (1991). Microphagous ciliates in mesohaline Chesapeake Bay waters: estimates of growth rates and consumption by copepods. *Mar. Biol.* 111: 303-309.
- Duineveld, G.C.A., Verburg, P., Berghuis, E.M., Kok, A., van Noort, G.J., de Wilde, P.A.W.J. (1991). Metabolic responses of soft-bottom benthic communities to enrichment and food supply in North Sea bottoms. NIOZ - Rapport 1991-5, Netherlands Institute for Sea Research, Texel.
- Eberlein, K., Leal, M.T., Hammer, K.D., Hickel, W. (1985). Dissolved organic substances during a dense *Phaeocystis pouchetii* bloom in the German Bight (North Sea). *Mar. Biol.* 89: 311-316.
- Eilertsen, H.C., Tande, K.S., Taasen, J.P. (1989). Vertical distributions of primary production and grazing by *Calanus glacialis* Jaschnov and *C. hyperboreus* Krøyer in arctic waters (Barents Sea). *Polar Biol.* 9: 253-260.
- El-Sayed, Z.E., Biggs, D.C., Holm-Hansen, O. (1983). Phytoplankton standing crop, primary productivity and near surface nitrogenous nutrient field in the Ross Sea, Antarctica. *Deep Sea Res.* 30: 871-886.
- Estep, K.W., Davis, P.G., Hargraves, P.E., Sieburth, J. McN. (1984). Chloroplast containing microflagellates in natural populations of North Atlantic nanoplankton, their identification and distribution ; including a description of five new species of *Chrysochromulina* (Prymnesiophyceae). *Protistologica* 20(4): 613-634.
- Estep, K.W., Nejstgaard, J.C., Skjoldal, H.R., Rey, F. (1990). Predation by copepods upon natural populations of *Phaeocystis pouchetii* as a function of the physiological state of the prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67(3): 235-249.
- Fransz, H.G. (1976). The spring development of calanoid copepod populations in the Dutch coastal waters as related to primary production. In: Persoone, G., Jaspers, E. (eds.). Population dynamics of marine organisms in relation with nutrient cycling in shallow waters. *Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp*, Ostend, Universa Press, Wetteren, Belgium, Vol. 2: 247-269.
- Fransz, H.G., van Arkel, W. (1983). Fluctuation and succession of common pelagic copepod species in the Dutch Wadden Sea. *Oceanol. Acta. Proc. 17th Europ. Mar. Biol. Symp.*: 87-91.
- Fransz, H.G., Colebrook, J.M., Gamble, J.C., Krause, M. (1991). The zooplankton of the North Sea. *Neth. J. Sea Res.* 28(1/2): 1-52.

- Fransz, H.G., Gonzalez, S.R., Cadée, G.C., Hansen, F.C. Long-term changes of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) abundance in a Dutch tidal inlet (Marsdiep) in relation to eutrophication (in prep.).
- Fransz, H.G. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, P.O. Box 59, 1790 Den Burg, Nederlande.
- Fretter, V., Montgomery, M.C. (1968). The treatment of food by prosobranch veligers. J. mar. biol. Ass. U.K. 48: 499-520.
- Frost, B.W. (1972). Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus Pacificus*. Limnol. Oceanogr. 17(6): 805-815.
- Gamble, J.C. (1978). Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the northern North Sea. Mar. Biol. 49: 303-315.
- Gaudy, R. (1974). Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Mar. Biol. 25: 125-141.
- Gauld, D.T. (1966). The swimming and feeding of planktonic copepods. In: Barnes, H. (ed.) Some contemporary studies in marine science. Allen & Unwin Ltd, London, pp. 313-334.
- Geller, W., Müller, H. (1981). The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-size and their implications on food selectivity. Oecologia 49: 316-321.
- Gibson, J.A.E., Garrick, R.C., Burton, H.R., McTaggart, A.R. (1990). Dimethylsulfide and the alga *Phaeocystis pouchetii* in Antarctic coastal waters. Mar. Biol. 104: 339-346.
- Gifford, D.J., Dagg, M.J. (1991). The microzooplankton-mesozooplankton link: consumption of planktonic protozoa by the calanoid copepods *Acartia tonsa* Dana and *Neocalanus plumchrus* Murukawa. Mar. Microb. Food Webs 5(1): 161-177.
- Gieskes, W.W.C., Engelkes, M.M., Kraay, G.W. (1991). Degradation of diatom chlorophyll to colourless, non-fluorescing compounds during copepod grazing. Hydrobiol. Bull. 25(1): 65-72.
- Goedecke, E. (1968). Über die hydrographische Struktur der Deutschen Bucht im Hinblick auf die Verschmutzung in der Konvergenzzone. Helgoländer wiss. Meeresunters. 17: 108-125.
- Grossel, H. (1985). Le milieu marin, un milieu vivant et fluctuant: perception par les populations littorales du nord de la France d'un phénomène planctonique caractérisé. Cahiers du Centre d'Ethno-technologie en milieux aquatiques 2: 93-97.

- Guillard, R.R.L., Ryther, J.H. (1962). Studies of marine planktonic diatoms I. *Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. Can. J. Microbiol. 8: 229-239.
- Guillard, R.R.L., Hellebust, J.H. (1971). Growth and the production of extracellular substances by two strains of *Phaeocystis pouchetii*. J. Phycol. 7: 330-338.
- Hagmeier, A. (1930). Die Besiedlung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. Teil 1 Der Lebensraum. Wiss. Meeresunters. XV(4): 1-35.
- Hallegraeff, G.M. (1983). Scale-bearing and loricate nanoplankton from the East Australian Current. Bot. Mar. 26: 493-515.
- Hansen, B., Tande, K.S., Berggren, U.C. (1990). On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot). III. Functional responses in grazing demonstrated on juvenile stages of *Calanus finmarchicus* (Copepoda) fed diatoms and *Phaeocystis*. J. Plankton Res. 12(6): 1173-1187.
- Hansen, F.C., van Boekel, W.H.M. (1991). Grazing pressure of the calanoid copepod *Temora longicornis* on a *Phaeocystis* dominated spring bloom in a Dutch tidal inlet. Mar. Ecol. Prog. Ser. 78: 123-129.
- Hardy, A.C. (1925). The herring in relation to its animate environment. Part II: report on trials with the Plankton Indicator. Fish. Invest., Lond., (Ser. 2, Vol. 8(7): 1-13.
- Harris, R.P., Paffenhofer, G.-A. (1976a). The effect of food concentration on cumulative ingestion and growth efficiency of two small marine planktonic copepods. J. mar. biol. Ass. U.K. 56: 875-888.
- Harris, R.P., Paffenhofer, G.-A. (1976b). Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis* Müller. J. mar. biol Ass. U.K. 56: 675-690.
- Head, E.J.H. (1988). Copepod feeding behaviour and the measurement of grazing rates in vivo and in vitro. Hydrobiologia 167/168: 31-41.
- Heinbokel, J.F. (1978). Studies on the functional role of tintinnids in the southern California Bight I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. Mar. Biol. 47: 177-189.
- Holling, C.S. (1965). The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. Mem. Entomol. Soc. Can. 45: 60 pp.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W., Strickland, J.D. H. (1965). Fluorometric determination of chlorophyll. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 30(1): 3-15.

- Huntley, M. (1981). Nonselective, nonsaturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador Sea. *Limnol. Oceanogr.* 26: 831-842.
- Huntley, M., Sykes, P., Rohan, S., Marin, V. (1986). Chemically-mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: mechanism, occurrence and significance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28: 105-120.
- Huntley, M., Tande, K., Eilertsen, H.C. (1987). On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot). II. Grazing rates of *Calanus hyperboreus* (Krøyer) on diatoms and different size categories of *P. pouchetii*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 110: 197-212.
- Jahnke, J., Baumann, M.E.M. (1987). Differentiation between *Phaeocystis pouchetii* (Har.) Lagerheim and *Phaeocystis globosa* Scherffel. I. Colony shapes and temperature tolerances. *Hydrobiol. Bull* 21(2): 141-147.
- Jebam, D. (1980). Prospection for a sufficient nutrition for the cosmopolitic marine bryozoan *Electra pilosa* (Linnaeus). *Zool. Jb. Syst.* 107: 368-390.
- Jenness, M.I., Duineveld, G.C.A. (1985). Effects of tidal currents on chlorophyll *a* content of sandy sediments in the Southern North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 21: 283-287.
- Joiris, C., Billén, G., Lancelot, C., Daro, M.H., Mommaerts, J.P., Bertels, A., Bossicart, M., Nijs, J. (1982). A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. *Neth. J. Sea Res.* 16: 260-275.
- Jones, P.G.W., Haq, S.M., (1963). The distribution of *Phaeocystis* in the Eastern Irish Sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 28: 8-20.
- Kashkin, N.I. (1963). Materials on the ecology of *Phaeocystis pouchetii*. *Oceanologica* 3: 697-705.
- Keller, M.D. (1988). Dimethyl Sulfide Production and Marine Phytoplankton: The Importance of Species Composition and Cell Size. *Biol. Oceanogr.* 6: 375-382.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F., Nicolajsen, H., (1982). Ingestion rate and gut clearance in the planktonic copepod *Centropages hamatus* (Liljeborg) in relation to food concentration and temperature. *Ophelia* 21(2): 181-194.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F., Rijsgård, H.U. (1985a). In-situ feeding rates of planktonic copepods: a comparison of four methods. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 88: 67-81.

- Kjørboe, T., Møhlenberg, F., Hamburger, K. (1985b). Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa* : relation between feeding, egg production and respiration and composition of specific dynamic action. Mar. Ecol. Prog. Ser. 26: 85-97.
- Kjørboe, T., Tiselius, P.T. (1987). Gut clearance and pigment destruction in a herbivorous copepod, *Acartia tonsa* , and the determination of in-situ grazing rates. J. Plankton. Res. 9: 525-534.
- Klein Breteler, W.C.M. (1980). Continuous breeding of marine pelagic copepods in the presence of heterotrophic dinoflagellates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2: 229-233.
- Klein Breteler, W.C.M., Fransz, H.G., Gonzalez, S.R. (1982). Growth and development of four calanoid copepods species under experimental and natural conditions. Neth. J. Sea Res. 16: 195-207.
- Klein Breteler, W.C.M., Gonzalez, S.R. (1986). Culture and development of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) at different conditions of temperature and food. Syllogeus 58: 71-85.
- Klein Breteler, W.C.M., Gonzalez, S.R. (1988). Influence of temperature and food concentration on body size, weight and lipid content of two Calanoid copepod species. Hydrobiol. 167/168: 201-210.
- Klein Breteler, W.C.M., Schogt, N., Gonzalez, S.R. (1990). On the role of food quality in grazing and development of life stages, and genetic change of body size during cultivation of pelagic copepods. J. exp. mar. Biol. Ecol. 135:177-189.
- Klein Breteler, W.C.M., Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, P.O. Box 59, 1790 Den Burg, Nederlande.
- Koehl, M.A.R., Strickler, J.R. (1981). Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number. Limnol. Oceanogr. 26(6): 1062-1073.
- Kopp, J. (1978). Les phénomènes d'eaux colorées ayant affecté le littoral Bas-Normand au cours du mois de juin 1978. Institut scientifique et technique des pêches maritimes, Centre de Ouistreham, 30 pp. (mimeo).
- Kornmann, P. (1955). Beobachtungen an *Phaeocystis* - Kulturen. Helgoländer wiss. Meeresunters. 5: 218-233.
- Kuipers, B.R., Gaedke, U., Enserink, L., Witte, H. (1990). Effect of ctenophore predation on mesozooplankton during a spring outburst of *Pleurobrachia pileus* . Neth. J. Sea Res. 26(1): 111-124.
- Lagerheim, G. (1896). Über *Phaeocystis Poucheti* (Har.) Lagerh., eine Plankton-Flagellate. Öfvers. af Vet. Akad. Förhandl. 53.

- Lancelot-Van Beveren, (1980). A statistical method to estimate the biochemical composition of phytoplankton in the Southern Bight of the North Sea. *Estuar. coast. mar. Sci.* 10: 467-478.
- Lancelot, C., Mathot, S. (1985). Biochemical fractionation of primary production by phytoplankton in Belgian coastal waters during short- and long-term incubations with ^{14}C -bicarbonate. II. *Phaeocystis pouchetii* colonial population. *Mar. Biol.* 86(3): 227-232.
- Lancelot, C., Mathot, S., Owens, N.J.P. (1986). Modelling protein synthesis, a step to an accurate estimate of net primary production: *Phaeocystis pouchetii* colonies in Belgian coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32: 193-202.
- Lancelot, C., Billén, G., Sournia, A., Weiße, T., Colijn, F., Veldhuis, M.J.W., Davies, A., Wassmann, P. (1987). *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. *Ambio* 16 (1): 38-46.
- Lancelot, C., Billén, G., Barth, H. (eds.) (1991). Water pollution research report 23. The dynamics of *Phaeocystis* blooms in nutrient enriched coastal zones, pp. 51-57.
- Lebour, M.V. (1922). The food of plankton organisms. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 12: 644-677.
- Lebour, M.V. (1928). The larval stages of the Plymouth Brachyura. *Proc. Zool. Soc., London*, Part 2: 473-560.
- Lebour, M.V. (1933). Rearing marine animals in a plunger jar. *Science Progress* 107: 491-498.
- Lenz, J. (1977). On detritus as a food source for pelagic filter-feeders. *Mar. Biol.* 41: 39-48.
- Lewin, R.A. (1992). What the haptonema is for. *Nature* 365: 195-196.
- Lopez, M.D.G., Huntley, M.E., Sykes, P.E. (1988). Pigment destruction by *Calanus pacificus* : impact on the estimation of water column fluxes. *J. Plankton Res.* 10: 715-734.
- Mackas, D., Bohrer, R. (1976). Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 25: 77-85.
- Marshall, S.M. (1973). Respiration and feeding in copepods. *Adv. Mar. Biol.* 11: 57-120.
- Marshall, S.M., Orr, A.P. (1955). The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Oliver & Boyd, Edinburgh/London, 188 pp.

- Martens, P. (1980). Beiträge zum Mesozooplankton des Nordsylter Wattenmeeres. Helgoländer Meeresunters. 34: 41-53.
- Martens, P. (1981). On the *Acartia* species of the northern Wadden Sea. Kieler Meeresforsch., Sonderh. 5: 153-163.
- Meixner, R. (1981). Herzmuschel - Suche mit FA-Niobe im ostfriesischem Wattenmeer. Inf. Fischwirtsch. 28: 133-134.
- Moestrup, O. (1979). Identification by electron microscopy of marine nanoplankton from New Zealand, including the description of four new species. New Zealand J. Bot. 17: 61-95.
- Morales, C.E., Bautista, B., Harris, R.P. (1990). Estimates of ingestion in copepod assemblages: gut fluorescence in relation to body size. In: Barnes, M., Gibson, R.N. (eds.). Trophic relationships in the marine environment. Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp., Oban, Aberdeen University Press, Aberdeen, pp. 567-577.
- Moyse, J. (1963). A comparison of the value of various Flagellates and Diatoms as food for barnacle larvae. J. cons. perm. int. Explor. Mer. 28(2): 175-187.
- Mullin, M.M., Brooks, E.R. (1970). Growth and metabolism of two planktonic, marine copepods as influenced by temperature and type of food. In: Steele, J.H., (ed.), Marine Food Chains, Oliver & Boyd, Edinburgh, pp. 74-95.
- Murtaugh, P.A. (1984). Variable gut residence time: problems in inferring feeding rate from stomach fullness of a mysid crustacean. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1287-1293.
- Nicolajsen, H., Møhlenberg, F., Kiørboe, T. (1983). Algal grazing by the planktonic copepods *Centropages hamatus* and *Pseudocalanus* sp.: Diurnal and seasonal variation during the spring phytoplankton bloom in the Øresund. Ophelia 22 (1): 15-31.
- Nicholls, A.G. (1935). The larval stages of *Longipedia coronata* Claus, *L. scotti* G.O. Sars, and *L. minor* T. and A. Scott, with a description of the male of *L. scotti*. J. mar. biol. Ass. U.K. 20: 29-45.
- Nielsen, T.G., Kiørboe, T. (1991). Effects of a storm event on the structure of the pelagic food web with special emphasis on planktonic ciliates. J. Plankton Res. 13(1): 35-51.
- Nival, P., Nival, S. (1976). Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): effects on grazing. Limnol. Oceanogr. 21: 24-38.
- Nival, P., Nival, S. (1979). Calculations of particle retention efficiency. Limnol. Oceanogr. 24: 995-998.

- O'Connors H.B.Jr., Biggs, D.C., Ninivaggi, D.V. (1980). Particle-size dependent maximum grazing rates for *Temora longicornis* fed natural particle assemblages. Mar. Biol 56: 65-70.
- Omori, M. (1969). Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. Mar. Biol. 3: 4-10.
- Otto, L. (1964). Results of current observations at the Netherlands lightvessels over the period 1910-1939, Part I : Tidal Analysis and the mean residual currents. Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut, Mededelingen en Verhandlingen Nr. 85.
- Paffenhöfer, G.-A., Strickland, J.D.H. (1970). A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus. Mar. Biol. 5: 97-99.
- Paffenhöfer, G.A., Harris, R.P. (1979). Laboratory culture of marine holozooplankton and its contribution to studies of marine planktonic food webs. Advances in Marine Biology 16: 211-308.
- Paffenhöfer, G.-A., Strickler, J.R., Alcaraz, M. (1982). Suspension-feeding by herbivorous calanoid copepods: a cinematographic study. Mar. Biol. 67: 193-199.
- Paffenhöfer, G.-A., van Sant, K.B. (1985). The feeding response of a marine planktonic copepod to quantity and quality of particles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 27: 55-65.
- Parsons, T.R., Lebrasseur, R.J., Fulton, J.D. (1967). Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton cells. J. Oceanogr. Soc. Japan. 23: 10-17.
- Pechen-Finenko, G.A. (1987). The nutritive value of the detritus for the marine plankton animals. Production et Relations Trophiques dans les écosystèmes marins, 2^e Coll. Franco-Soviétique, Yalta, 1984-IFREMER Act. Coll. n°5-1987: 171-180.
- Penry, D.L., Frost, B.W. (1990). Re-evaluation of the gut-fullness (gut fluorescence) method for inferring ingestion rates of suspension-feeding copepods. Limnol. Oceanogr. 35(5) : 1207-1214.
- Peterson, W.T., Painting, S.J., Barlow, R. (1990). Feeding rates of *Calanoides carinatus* : a comparison of five methods including evaluation of the gut fluorescence method. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63: 85-92.
- Petipa, T.S. (1960). Role of *Noctiluca miliaris* in the feeding of *Calanus helgolandicus* . Dokl. Akad. Nauk SSSR. 132: 961-963. [In Russian].

- Pieters, H., Klytman, J.H., Zandee, D.I., Cadée, G.C. (1980). Tissue composition and reproduction of *Mytilus edulis* in relation to food availability. *Neth. J. Sea Res.* 14: 349-361.
- Porter, K.P. (1988). Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. *Hydrobiologia* 159: 89-97.
- Postma, H. (1954). Hydrography of the Dutch Wadden Sea. *Archs néerl. Zool.* 10: 405-511.
- Pouchet, M.G. (1892). Sur une algue pélagique nouvelle. *C.R. hebdomad. Soc. de Biol., IX série* 4: 34-36.
- Poulet, S.A. (1976). Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non-living particles. *Mar. Biol.* 34: 117-125.
- Poulet, S.A. (1978). Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1126-1143.
- Poulet, S.A., Marsot, P. (1978). Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). *Science* 200: 1403-1405.
- Poulet, S.A., Marsot, P. (1980). Chemosensory feeding and food-gathering by omnivorous marine copepods. In: *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities* Kerfoot, W.C. (ed.), New England: The University Press, pp. 198-218.
- Radach, G., Berg, J., Hagmeier, E. (1990). Long-term changes of the annual cycles of meteorological, hydrographic, nutrient and phytoplankton time series at Helgoland and at LV ELBE 1 in the German Bight. *Cont. Shelf Res.* 10 (4): 305-328.
- Raymont, J.E.G. (1963). *Plankton and productivity in the oceans.* Pergamon Press, Oxford, 660 pp.
- Redfield, A.C., Ketchum B.H., Richards, F.A. (1963). The influence of organisms on the composition of seawater. In: Hil, M.N. (ed.): *The Sea*, vol. 2. Interscience Publishers, Wiley & Sons, New York.
- Reid, P.C., Lancelot, C., Gieskes, W.W.C., Hagmeier, E., Weichert, G. (1990). Phytoplankton of the North Sea and its dynamics: a review. *Neth. J. Sea res.* 26: 295-331.
- Rick, H., Aletsee, J. (1989). The distribution of the haptophytes *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim and *Phaeocystis globosa* Scherffel in the North Sea during May, June 1986 and February, March 1987. *Meeresforsch.* 32: 169-176.
- Ridderinkhof, H. (1988). Tidal and Residual Flows in the Western Dutch Wadden Sea I : Numerical model results. *Neth. J. Sea Res.* 22(1): 1-21.

- Riegmann, R., Noordeloos, A.A.M., Cadée, G.C. (1992). *Phaeocystis* blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea. *Mar. Biol.* 112: 479-484.
- Riemann, B., Søndergaard, M., Schierup, H.-H., Bosselmann, G., Hansen, J., Nielsen, B. (1982). Carbon metabolism during a spring diatom bloom in the eutrophic Lake Mosso. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 67: 145-185.
- Roman, M.R. (1984). Utilization of detritus by the copepod, *Acartia tonsa*. *Limnol. Oceanogr.* 29: 949-959.
- Roman, M.R., Ashton, K.A., Gauzens, A.L. (1988). Day / Night differences in the grazing impact of marine copepods. *Hydrobiol.* 167/168: 21-30.
- Rousseau, V., Mathot, S., Lancelot, C. (1990). Calculating carbon biomass of *Phaeocystis* sp. from microscopic observations. *Mar. Biol.* 107: 305-314.
- Rousseau, V., Vaulot, D., Lenz, J., Baumann, M. E. M. The *Phaeocystis* life cycle : evidences and hypotheses. *J. Mar. Syst.* (in prep.).
- Savage, R.E. (1930). The influence of *Phaeocystis* on the migration of herring. *Fish. Invest., Lond.* (Ser. 2) 12: 5-14.
- Savage, R.E. (1932). *Phaeocystis* and herring shoals. *J. Ecol.* 20: 326-340.
- Scherff, A. (1899). *Phaeocystis globosa* n. sp. (Vorläufige Mitteilung). *Ber. dt. bot. Ges.* 17: 317-318.
- Scherff, A. (1900). *Phaeocystis globosa* nov. spec. nebst einigen Betrachtungen über die Phylogenie niederer, insbesondere brauner Organismen. *Wiss. Meeresunters. N.F. Abt. Helgol.* 4: 1-29.
- Schnack, S.B. (1975). Untersuchung zur Nahrungsbiologie der Copepoden (Crustacea) in der Kieler Bucht. Dissertation Universität Kiel, 146 pp.
- Schnack, S.B. (1983). On the feeding of copepods on *Thalassiosira partheneia* from the Northwest African upwelling area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11: 49-53.
- Schnack, S.B., Smetacek, V., von Bodungen, B., Stegmann, P. (1985). Utilization of phytoplankton by copepods in Antarctic waters during spring. In : Gray, J.S., Christiansen, M. E. (eds.). *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms.* Wiley & Sons, Chichester, pp. 65-81.
- Sieburth, J. McN. (1960). Acrylic acid, and 'antibiotic' principle in *Phaeocystis* in Antarctic waters. *Science* 132: 676-677.

- Sieburth, J. McN. (1961). Antibiotic properties of acrylic acid, a factor in the gastrointestinal antibiosis of polar marine animals. *J. Bacteriol.* 82: 72-79.
- Sieburth, J. McN. (1979). *Sea microbes*. Oxford University Press, New York, 491 pp.
- Smith, W.O. Jr., Codispoti, L.A., Nelson, D.M., Manley, T., Buskey, E.J., Niebauer, H.J., Cota, G.F. (1991). Importance of *Phaeocystis* blooms in the high latitude carbon cycle. *Nature* 352: 514-516.
- Smetacek, V. (1975). *Die Sukzession des Phytoplankton in der westlichen Kieler Bucht*. Dissertation Universität Kiel, 151 pp.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. (1981). *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 2nd ed. W.H. Freeman & Co., San Francisco, 859 pp.
- Sournia, A. (1988). *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): how many species? *Nova Hedwigia* 47: 211-217.
- Stearns, D.E. (1986). Copepod grazing behavior in simulated natural light and its relation to nocturnal feeding. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 30: 65-76.
- Steele, J.H. (1974). *The structure of marine ecosystems*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 128 pp.
- Stoecker, D.K., Davis, L.H., Provan, A. (1983). Growth of *Favella* sp. (Ciliata: Tintinnida) and other microzooplankters in cages incubated in-situ and comparison to growth in vitro. *Mar. Biol.* 75: 293-302.
- Stoecker, D.K., Sanders, N.K. (1985). Differential grazing by *Acartia tonsa* on a dinoflagellate and a tintinnid. *J. Plankton Res.* 7(1): 85-100.
- Stoecker, D.K., Egloff, D.A. (1987). Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 110: 53-68.
- Stoecker, D.K., McDowell Capuzzo, J. (1990). Predation on Protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* 12(5): 891-908.
- Støttrup, J.G., Jensen, J. (1990). Influence of algal diet on feeding and egg-production of the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 141: 87-105.
- Strathmann, R.R. (1967). Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* 12: 411-418.
- Stroomatlas Waddenzee, westlijk deel (1992). Dienst der Hydrographie van der Koninklijke Marine, s'Gravenhage.

- Tande, K.S., Båmstedt, U. (1985). Grazing rates of the copepods *Calanus glacialis* and *C. finmarchicus* in arctic waters of the Barents Sea. *Mar. Biol.* 87: 251-258.
- Tande, K.S., Båmstedt, U. (1987). On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii*. I. Copepod feeding rates on solitary cells and colonies of *P. pouchetii*. *Sarsia* 72: 313-320.
- Tiselius, P. (1988). Effects of diurnal feeding rythms, species composition and vertical migration on the grazing impact of calanoid copepods in the Skagerrak and Kattegat. *Ophelia* 28: 215-230.
- Thorson, G. (1946): Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr. Komm. Danm. Fisk. - og Havunders, Ser. Plankton*, 4: 1-523.
- Turner, S.M., Malin, G., Liss, P.S., Harbour, D.S., Holligan, P.M. (1988). The seasonal variation of dimethylsulfide and dimethylsulfoniopropionate concentrations in nearshore waters. *Limnol. Oceanogr.* 33: 364-375.
- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 9: 1-38.
- van Alstyne, K.L. (1986). Effects of phytoplankton taste and smell on feeding behaviour of the copepod *Centropages hamatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 34: 187-190.
- van Bennekom, A.J., Gieskes, W.W.C., Tijssen, S.B. (1975). Eutrophication of Dutch coastal waters. *Proc. R. Soc. (Ser. B)* 189: 359-374.
- van Boekel, W.H.M. (1991). Ability of *Phaeocystis* to grow on organic phosphates; direct measurement and prediction with the use of an inhibition constant. *J. Plankton Res.* 13: 570-597.
- van Boekel, W.H.M., Hansen, F.C., Riegmann, R., Bak, R. (1992). Lysis induced decline of the *Phaeocystis* bloom in the Marsdiep area of the North Sea and coupling with the microbial food chain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81: 269-276.
- van Duyl, F.C., Bak, R.P.M., Kop, A.J., Nieuwland, G., Berghuis, E.M., Kok, A. (1992). Mesocosm experiments: mimicking seasonal developments of microbial variables in North Sea sediments. *Hydrobiologia* (in press).
- Veen, A. (1991). Ecophysiological studies on the phagotrophic phytoflagellate *Dinobryon divergens*. Dissertation Universiteit van Amsterdam, 125 pp.

- Veldhuis, M.J.W., Admiraal, W. (1985). Transfer of photosynthetic products in gelatinous colonies of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) and its effects on the measurement of excretion rate. Mar. Ecol. Prog. Ser. 26: 301-304.
- Veldhuis, M.J.W., Colijn, F., Venekamp, L.A.H. (1986). The spring bloom of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. Neth. J. Sea Res. 20: 37-48.
- Veldhuis, M.J.W., Colijn, F., Admiraal, W. (1991). Phosphate utilization in *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae). Mar. Ecol. 12(1): 53-62.
- Verity, P.G., Villareal, T.A., Smayda, T.J. (1988). Ecological investigations of blooms of colonial *Phaeocystis pouchetii* - I. Abundance, biochemical composition and metabolic rates. J. Plankton Res. 10 (2): 219-248.
- Verity, P.G., Smayda, T.J. (1989). Nutritional value of *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae) and other phytoplankton for *Acartia* spp. (Copepoda): ingestion, egg production, and growth of nauplii. Mar. Biol. 100: 161-171.
- Wassmann, P., Vernet, M., Mitchell, B.G., Rey, F. (1990). Mass sedimentation of *Phaeocystis pouchetii* in the Barents Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 66: 183-195.
- Weiße, T. (1983). Feeding of calanoid copepods in relation to *Phaeocystis pouchetii* blooms in the German Wadden Sea area off Sylt. Mar. Biol. 74: 87-94.
- Weiße, T., Grimm, N., Hickel, W., Martens, P. (1986). Dynamics of *Phaeocystis pouchetii* blooms in the Wadden Sea of Sylt (German Bight, North Sea). Estuar. Cstl. Shelf Sci. 23: 171-182.
- Weiße, T., Scheffell-Möser, U. (1990). Growth and grazing loss rates in single-celled *Phaeocystis* sp. (Prymnesiophyceae). Mar. Biol. 106: 153-158.
- Weiße, T., Scheffell-Möser, U. (1991). Uncoupling the microbial loop: growth and grazing loss rates of bacteria and heterotrophic nanoflagellates in the North Atlantic. Mar. Ecol. Prog. Ser. 71: 195-205.
- Weiße, T., Tande, K.S., Verity, P.G., Hansen, F.C., Gieskes, W.W.C. The trophic significance of *Phaeocystis* blooms. J. Mar. Syst. (in prep.)
- Wiadnyana, N.N., Rassoulzadegan, F. (1989). Selective feeding of *Acartia clausi* and *Centropages typicus* on micro-zooplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 53: 37-45.
- Williams, R., Robins, D.B. (1982). Effects of preservation on wet weight, dry weight, nitrogen and carbon contents of *Calanus helgolandicus* (Crustacea: Copepoda). Mar. Biol. 71(3): 271-282.